АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО



БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 57

12

ДЕКАБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1972

УДК 331.713 : 58 : 374.3 : (47+57)

К 50-ЛЕТИЮ ОБРАЗОВАНИЯ СССР
ОСНОВНЫЕ ПУТИ НАУЧНОГО ОБЩЕНИЯ БОТАНИКОВ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

TO THE 50TH ANNIVERSARY OF THE U. S. S. R. FORMATION.
THE MAIN WAYS OF COMMUNICATION OF THE SOVIET UNION BOTANISTS

30 декабря 1922 года на I Всесоюзном съезде Советов была принята Декларация об образовании Союза Советских Социалистических Республик. 50 лет тому назад великим В. И. Лениным было положено начало сближению в едином Союзе больших и малых равноправных национальностей.

«Это сближение, — как отметил в отчетном докладе ЦК КПСС тов. Л. И. Брежнев на XXIV съезде Коммунистической партии СССР, — происходит в условиях внимательного учета национальных особенностей, развития социалистических национальных культур. Постоянный учет как общих интересов всего нашего Союза, так и интересов каждой из образующих его республик — такова суть политики партии в этом вопросе». Только на основе образования Советского Союза стало реальным развитие нового социалистического общества, а также подъем экономики, культуры и науки всех народов советских республик.

За истекшие 50 лет советская ботаника сделала большие успехи. Этому в значительной степени содействовали научные кадры, выросшие в самих республиках и автономных областях. Главное, что связывает научные интересы ботаников различных республик, — это пути широкого научного общения, ставшие возможными благодаря образованию Советского Союза.

В свете сказанного остановимся на четырех основных моментах: направляющей и координирующей роли Академии наук СССР и республиканских академий, на значении для развития ботаники университетских центров, на деятельности Всесоюзного ботанического общества и его печатного органа — «Ботанического журнала».

I. АКАДЕМИЯ НАУК СССР И АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗНЫХ РЕСПУБЛИК

Общее руководство ботаническими исследованиями в нашей стране и координация научных работ осуществляются Академией наук СССР и академиями наук союзных республик.

Следует отметить, что к моменту создания Союза ССР еще не существовало республиканских академий, они в полном смысле этого слова являются детищем Союза республик. Вначале были организованы филиалы Академии наук СССР, которые и послужили в дальнейшем базами для формирования национальных академий.

В настоящее время организованы и успешно работают академии наук во всех союзных республиках. Каждая из них имеет в своем составе отделение биологических (или химико-биологических) наук; девять академий союзных республик имеют институты ботаники, в Тарту — Инсти-

тут зоологии и ботаники, в Минске — Институт экспериментальной ботаники, в Киргизской и Латвийской академиях — институты биологии.

При каждой из республиканских академий создан ботанический сад. Двумя ботаническими садами располагают Таджикская (в Душанбе и Ленинабаде) и Украинская академии (в Киеве и Донецке), наиболее богата ботаническими садами Академия наук Грузинской ССР (в Тбилиси, Сухуми и Батуми). Центральный ботанический сад Алма-Аты имеет 4 филиала: Илийский, Джезказганский, Карагандинский и Алтайский.

Кроме собственно ботанических и биологических (с ботаническими лабораториями) институтов, при республиканских академиях созданы и работают более специализированные ботанические учреждения. Упомянем Отдел физиологии и систематики низших растений при АН Белорусской ССР, Институт палеобиологии и Лабораторию биохимии растений АН Грузинской ССР, Институт физиологии и биохимии растений и Отдел генетики растений при АН Молдавской ССР, Институт физиологии и биофизики растений и Памирский биологический институт АН Таджикской ССР, Институт экспериментальной биологии растений АН Узбекской ССР, Институт физиологии растений и Украинский степной заповедник АН Украинской ССР.

Координирующую роль в деятельности республиканских академий осуществляет Совет по координации научной деятельности академий наук союзных республик при Президиуме АН СССР. Руководящими и координирующими ботанические исследования во всесоюзном масштабе являются также состоящие при Академии наук СССР научные советы: Научный совет по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», Совет ботанических садов СССР (он же Научный совет по проблеме «Интродукция и акклиматизация растений»), Научный совет по проблемам генетики и селекции, Научный совет по проблеме «Комплексное биогеоценологическое изучение живой природы и научные основы ее рационального освоения и охраны».

Непосредственную научную исследовательскую работу в области ботаники ведут многочисленные ботанические и биологические учреждения АН СССР, ее Сибирского отделения и его филиалов (Бурятского, Восточно-Сибирского и Якутского), учреждения научных центров АН СССР (Дальневосточного и Уральского) и филиалов АН СССР (Башкирского, Дагестанского, Карельского, Кольского и Коми филиала). Сеть этих учреждений весьма обширна; следует отметить, что тематика ботанических исследований достаточно разнообразна и широка, а проводимые работы представляют большой научный и практический интерес.

Ведущими, центральными ботаническими учреждениями Советского Союза являются: ордена Трудового Красного Знамени Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН АН СССР) в Ленинграде, в области физиологии растений — ордена Трудового Красного Знамени Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР в Москве, в области лесоведения — Лаборатория лесоведения АН СССР и Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, работы которых общеизвестны. Большое значение приобрели исследования, осуществляемые ботаническими садами — Главным ботаническим садом АН СССР в Москве, Ботаническим садом БИНа в Ленинграде, Центральным сибирским ботаническим садом СО АН СССР, Полярноальпийским Ботаническим садом Кольского филиала АН СССР в Кировске, а также Ботаническим садом АН Узбекской ССР в Ташкенте и другими ботаническими садами академий наук союзных республик.

Добавим, что за годы, прошедшие после создания Союза ССР, неизмеримо выросла не одна только Академия наук СССР, но и вся единая система академий наук союзных республик. Большой размах приняли ботанические исследования, осуществляемые ведомственными академиями Советского Союза. Среди них можно назвать Всесоюзный институт расте-

ниеводства ВАСХНИЛ, носящий имя его основателя Н. И. Вавилова. Работы этого института и собранные им обширные коллекции культурных растений широко известны во всем мире, а созданная Вавиловым научно-исследовательская сеть опытных станций на территории почти всех союзных республик имеет первостепенное значение в области прикладной ботаники, растениеводства, генетики и селекции и является единственной в своем роде.

II. УНИВЕРСИТЕТСКИЕ ЦЕНТРЫ

Расширение университетского образования в России и особенно в СССР все более способствовало развитию ботанической науки. Старейшие русские университеты: Московский, основанный по инициативе М. В. Ломоносова (в 1755 г.); Юрьевский, теперь Тартуский (1802 г.), Казанский (1804 г.), Харьковский (1805 г.), С.-Петербургский, теперь Ленинградский (1819 г.), Томский (1880 г.), Саратовский (1909 г.) и, наконец, почти ровесник Октябрьской революции Среднеазиатский, теперь Ташкентский (1918 г.) — были теми очагами науки, на кафедрах которых курсы ботаники читались крупнейшими отечественными учеными. Университеты организовывали ботанические экспедиции, создавали крупнейшие гербарии, издавали результаты ботанических исследований.

С созданием Советского Союза сеть университетов стала быстро расширяться. Сейчас к 50-летию СССР каждая союзная республика и бо́льшая часть автономных республик имеют один или несколько университетов с рядом ботанических кафедр, кафедры ботаники в многочисленных педагогических и отраслевых вузах, располагают своими национальными ботаническими кадрами, ведут ботанические исследования в региональном, республиканском или общесоюзном плане.

Почти во всех союзных республиках вышли в свет многотомные издания с описанием республиканской и местной флоры, как бы продолжившие историческую традицию создания региональных флор университетскими центрами.

III. ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Всесоюзное ботаническое общество (ВБО), основанное в 1915 г. группой ученых и носившее тогда название «Русское ботаническое общество», за последние 50 лет выросло в крупную научно-общественную организацию. Общество объединяет сейчас около 6000 специалистов-ботаников, ведущих научную и научно-просветительную работу в области ботаники как в Ленинградском центре Общества, так и в 56 его иногородних отделениях, во всех союзных и автономных республиках.

Обратимся к Ботаническому обществу 1922 г., когда оно становилось «Всесоюзным». К тому времени, кроме центральной организации, были основаны и вели работу всего лишь 5 его отделений: Томское, старейшее из них, основанное в 1917 г., объединявшее преимущественно флористов во главе с крупнейшим знатоком флоры Сибири П. Н. Крыловым, Московское, основанное в 1920 г., Юго-Восточное в Саратове, организованное в том же году, Среднеазиатское в Ташкенте и Пермское, основанные в 1921 г. Они объединяли очень небольшое число членов и почти все возникли на территории РСФСР или были организованы русскими учеными; ботаников иных национальностей тогда было очень мало.

Через 50 лет, к очередному IV делегатскому Съезду ВБО, в составе Общества, кроме центральной организации его в Ленинграде, было 15 республиканских отделений (в том числе два отделения в Азербайджане — в Баку и Кировабаде), 10 отделений ВБО в автономных республиках РСФСР и 28 отделений ВБО в различных городах РСФСР. Общее число отделений в настоящее время достигло 56. Четыре крупнейших республиканских отделения — Украинское, Белорусское, Грузинское и Литовское — имеют статус республиканского ботанического общества, входящего во Всесоюзное ботаническое общество на правах его отделения; они тоже имеют свои местные отделения и группы.

Неизмеримо усилилась за 50 лет СССР также и работа постоянных секций и комиссий ВБО. До 1922 г. функционировали из числа ныне действующих только две старейшие — Комиссия по стационарным ботаническим исследованиям, созданная в 1916 г., и Микологическая секция, работа которой началась в 1920 г.

В настоящее время при центральной организации Общества в Ленинграде действуют 22 секции и комиссии Общества. Работа их часто и во многом связана с большими теоретическими проблемами и с разрешением народнохозяйственных задач. Работы новых комиссий ВБО отвечают таким задачам современности, которые приобрели особую остроту лишь в последние годы или вообще не ставились на повестку дня науки на заре создания СССР. Таковы Комиссия по охране флоры и растительности, Комиссия по биологическому разрушению материалов, Комиссия по математической геоботанике и др.

Все комиссии и секции Общества локализованы в Ленинграде, при центре ВБО, но тем не менее их научная и организационная деятельность охватывает территорию всех союзных республик и по составу их участников, особенно созываемых ими всесоюзных совещаний, симпозиумов, они многонациональны. Руководящие органы ВБО — его Президиум и Совет также представлены специалистами из различных городов всех союзных республик.

Перечислим все секции и комиссии ВБО, так как их структура за годы после сформирования Союза ССР настолько усложнилась, что даже близко стоящие к деятельности ВБО лица не всегда могут назвать их поименно (в скобках указаны годы основания): 1) Стационарная комиссия (1916); 2) Микологическая секция (1920); 3) Секция культурных растений (1947); 4) Комиссия по просмотру учебников и учебных пособий для вузов (1951); 5) Секция флоры и растительности (1952); 6) Секция физиологии и биохимии растений (1953); 7) Секция палинологии (1953); 8) Секция палеоботаники (1953); 9) Альгологическая секция (1954); 10) Секция морфологии и анатомии (1955); 11) Научно-педагогическая секция (1957); 12) Комиссия по исследованию растительности высокогорий (1957); 13) Секция лесоведения и дендрологии (1961); 14) Комиссия по истории флоры и растительности (1963); 15) Комиссия по классификации растительности (1963); 16) Секция болотоведения (1963); 17) Комиссия по патологическим новообразованиям у растений (1966); 18) Комиссия по охране растительности (1966); 19) Комиссия по биологическому разрушению материалов (1968); 20) Комиссия по математической геоботанике (1969); 21) Комиссия по номенклатуре растений (1972); 22) Секция по культуре изолированных органов, тканей и клеток растений (1972).

Наиболее зримо тесные межреспубликанские контакты проявляются на периодических делегатских съездах ВБО, в работе которых участвуют ботаники всех республик Великого Советского Союза, 50-летие которого мы сегодня отмечаем.

IV. «БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ»

Основанный в 1916 г. вскоре после организации Ботанического общества его печатный орган «Ботанический журнал» объединяет сейчас большой авторский коллектив.

За 50 лет, прошедших после создания Советского Союза, журнал прогрессивно развивался, он стал ежемесячным, объем его увеличился с 6 до 8 и затем до 10 печатных листов в номере: в первых сорока томах насчитывалось 19 213 страниц, а в десяти следующих 18 729, т. е. почти в 4 раза больше за десятилетие.

За минувшее десятилетие в 41—50-м томах (1956—1965 гг.) в журнале было опубликовано 215 описаний новых видов, родов, семейств растений, рецензии на 227 печатных трудов союзных и на 118 работ зарубежных

авторов, 135 персоналий. Расширилась научная тематика оригинальных работ, публикуемых в журнале (свыше 200 сообщений в год).

Задуманный в самом начале как журнал широкого теоретического профиля, как центральный печатный орган Русского, а вскоре Всесоюзного ботанического общества, этот периодический орган публикует работы ученых всех республик Советского Союза и охватывает все разделы ботаники. Журнал содействует разработке дискуссионных и проблемных вопросов ботаники, информирует о текущей работе научных конгрессов, съездов, симпозиумов, о жизни научных учреждений и организаций; журнал отмечает также личные заслуги ученых, сообщает о работах ныне здравствующих ученых и отдает должное ушедшим.

Не будет преувеличением сказать, что «Ботанический журнал» стал подлинной летописью отечественной ботаники. «Библиографический справочник» по «Ботаническому журналу», тома 41—50 (1956—1965 гг.), составленный К. Б. Архаровой и Д. В. Лебедевым, опубликованный ВБО в 1969 г., так же как и более ранний «Библиографический справочник по «Ботаническому журналу», тома 1—40 (1916—1955»), составленный Д. В. Лебедевым и С. Ю. Липшицем («Ботанический журнал», т. 41, № 12, 1956 г.), хорошо иллюстрируют это положение и являются ценными настольными справочниками каждого советского ботаника.

В 1965 г. журнал отметил 50-летие Всесоюзного ботанического общества и свой 50-летний юбилей двумя статьями: Е. М. Лавренко и А. А. Юнатова «Пятьдесят лет Всесоюзного ботанического общества» (т. 50, № 9, стр. 1205—1247) и Е. М. Лавренко и О. В. Заленского «Ботаники-организаторы Русского ботанического общества (к 50-летию ВБО)» (т. 50, № 12, стр. 1751—7168).

В том же юбилейном 50-м томе «Ботанического журнала» помещен подготовленный Б. А. Андреевой под редакцией Д. В. Лебедева перечень 128 непериодических изданий ВБО, вышедших в свет с 1919 по 1965 гг. В этот «Список изданий ВБО» вошли публикации центральной организации общества в Ленинграде и его отделений в РСФСР и союзных республиках.

К 50-летию Советского государства в «Ботаническом журнале» вышел в свет большой юбилейный обзор «Развитие ботанической науки в Советском Союзе за 50 лет» (т. 52, № 10, 1967, стр. 1389—1448), написанный М. Ф. Даниловой, О. В. Заленским, Е. М. Лавренко и М. С. Яковлевым.

В последующие два года, в 1967 и 1968 гг., в журнале была помещена серия статей, освещающих деятельность институтов ботаники в союзных республиках — Азербайджанской ССР, Белорусской ССР, Казахской ССР, Киргизской ССР, Литовской ССР, Молдавской ССР, Таджикской ССР, Туркменской ССР и Украинской ССР. Эти статьи были помещены в новом юбилейном разделе журнала «Ботанические учреждения СССР к 50-летию Советского государства»; дополнительно в 1969 г. напечатана статья о научной деятельности Института ботаники Узбекской ССР, а в 1971 и 1972 гг. опубликованы статьи к 50-летию со дня основания Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украинской ССР и о ботаническом музее этого института (см. «Приложение»).

Ниже приведен перечень этих публикаций, которые показывают развитие ботанических исследований и рост национальных кадров ботаников в союзных республиках нашего государства. Самый факт появления этих статей на страницах «Ботанического журнала» как бы подтверждает его координирующую роль в развитии отечественной науки.

Славный юбилей Советского государства еще больше укрепит дружбу советских народов, выше поднимет авторитет советской ботаники. Монолитное единство и нерушимая дружба народов — залог наших успехов в строительстве коммунистического общества Союза Советских Социалистических Республик.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Том 52, 1967 год

Е. М. Лавренко, А. Л. Тахтаджян и О. Г. Степаненко. Институт ботаники Академии наук Таджикской ССР (№ 7, стр. 1044—1058, библиография 31 название).

А. Б. Жуков. Научная деятельность Института леса АН СССР — Института леса и древесины Сибирского отделения АН СССР (№ 8, стр. 1210—1219, библиография 60 названий).

Н. Г. Васильев и Л. А. Ивлиев. Ботанические исследования в Биолого-почвенном институте Дальневосточного филиала им. В. Л. Комарова Сибирского отделения АН СССР (№ 9, стр. 1366—1370, библиография 55 названий).

Г. И. Билык. Институт ботаники Академии наук Украинской ССР к 50-летию Великого Октября (№ 10, стр. 1540—1548, библиография 86 названий).

С. О. Овезмурадов и А. С. Мищенко. Научная деятельность Института ботаники Академии наук Туркменской ССР (№ 11, стр. 1682—1686, библиография 16 названий).

З. В. Карамышева и Е. И. Рачковская. Изучение географии и структуры растительного покрова степей Казахстана в 1954—1956 гг. (Отдел геоботаники БИН АН СССР) (№ 12, стр. 1812—1823, библиография 57 названий).

А. А. Юнатов, В. М. Свешникова и Н. П. Гуричева. Биокомплексные исследования в Центральном Казахстане. (Обзор работ). (№ 12, стр. 1823—1839, библиография 185 названий).

Том 53, 1968 год

Г. З. Бияшев и С. А. Арыстангалиев. Институт ботаники Академии наук Казахской ССР (№ 1, стр. 137—145, библиография 74 названия).

И. В. Выходцев. Развитие ботанической науки и формирование ботанических кадров в Киргизской ССР (№ 2, стр. 274—282).

К. К. Янкявичюс. Деятельность Института ботаники Академии наук Литовской ССР (№ 3, стр. 410—416, библиография 29 названий).

И. Д. Юркевич и Е. А. Круганова. Институт экспериментальной ботаники Академии наук Белорусской ССР. Исторический очерк (№ 5, стр. 713—720, библиография 83 названия).

Т. С. Гейдеман и А. А. Чеботарь. Ботанический сад Академии наук Молдавской ССР (№ 6, стр. 866—871).

Н. С. Котелина. Геоботанические и флористические работы Коми филиала Академии наук СССР (№ 7, стр. 1015—1017, библиография 12 названий).

М. Г. Абуталыбов и В. Д. Гаджиев. История развития и перспективы ботанических исследований в Азербайджане (№ 12, стр. 1816—1820).

Том 54, 1969 год

Д. К. Саидов. Работы Института ботаники Академии наук Узбекской ССР (№ 12, стр. 2019—2024, библиография 60 названий).

Том 56, 1971 год

К. М. Сытник. Институт ботаники им. Н. Г. Холодного Академии наук Украинской ССР (к 50-летию со дня основания) (№ 11, стр. 1714—1724).

Том 57, 1972 год

Д. Н. Доброчаева, Б. В. Заверуха и Л. М. Сипайлова. Ботанический музей Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР. (К 50-летию Института ботаники АН УССР) (№ 3, стр. 416—423).

УДК [581.524.44+576.312.37]582.951.6 (234.92)

И. И. Тумаджанов, Р. К. Беридзе и А. И. Погосян

ОПЫТ АНАЛИЗА ПОПУЛЯЦИЙ *VERONICA GENTIANOIDES* VAHL S. L. ПО ПРОФИЛЮ ГОР МАЛОГО КАВКАЗА

С 5 рисунками и 5 таблицами рисунков

I. I. TUMADJANOV, R. K. BERIDZE AND A. I. POGOSYAN. EXPERIENCE IN ANALYSIS OF *VERONICA GENTIANOIDES* VAHL S. L. POPULATIONS ALONG THE PROFILE OF THE MINOR CAUCASUS MOUNTAINS

«Прошлое создавало свои понятия, осмысливая то, что оно лишь смутно ощущало, — понятия, порожденные невежеством и окрашенные предрассудками. Настоящее заставляет нас отказаться от старых, традиционных понятий, потому что мы уверены — будущее должно быть основано на глубоком знании стратегии жизни».

Клиффорд Гробстайн
«Стратегия жизни», 1968, стр. 11.

В статье излагаются результаты изучения популяций *Veronica gentianoides* Vahl по профилю гор Малого Кавказа. Приводится детальная их характеристика. Выявлены две основные хромосомные расы с 2n=24 и 2n=48, популяции которых специфически приурочены к различным биоклиматическим зонам. В субальпах обнаружено наибольшее разнообразие хромосомных рас (2n=40, 2n=80). Обсуждается вопрос о полиплоидном повышении основного числа (x=12). Рассматриваются динамичность сложного полиплоидного комплекса *V. gentianoides* и основные эволюционные тенденции в процессе заселения новых адаптивных зон.

В опубликованной недавно статье (Тумаджанов и Беридзе, 1969) нами были сообщены впервые полученные данные о составе хромосомных рас политипической *Veronica gentianoides* Vahl и на этой основе предпринята попытка создания принципиальной схемы эволюционных тенденций среди родственных вероник ряда *Gentianoides* Boriss. Однако уже в данной статье мы сочли необходимым подчеркнуть, что имеющиеся материалы все еще недостаточны для окончательных суждений по вопросам, возникающим в связи с выявленной сложной ситуацией в малоазийско-кавказской группе вероник. Поэтому поставленные нами вопросы остались бы нерешенными, а нарисованная в общих контурах картина далеко не завершенной, если бы мы не продолжили свои исследования по более широкой программе всестороннего изучения природных популяций как основных эволюционных единиц. В нашей ботанической литературе есть немало материалов, на основании которых можно судить о большом интересе к проблеме изучения процесса видообразования в природе, возникшем еще в начале нынешнего столетия. На определенном этапе, когда подобные исследования вновь стали выдвигаться на первый план, этой проблеме посвятил программную статью Е. М. Лавренко (1953). В данной работе намечены главнейшие направления, задачи и методы комплексных исследований процесса видообразования в природе. Было обращено внимание на то, что наиболее желательным объектом являются политипные группы растений, в пределах которых, по мнению Лавренко,

можно предполагать идущий в настоящее время процесс интенсивного видообразования. При этом одним из главнейших этапов исследования Лавренко считал «всестороннее изучение популяций избранных групп в природе, в намеченных ключевых участках ареала видов».

Известно, что изучение процесса видообразования и эволюционные исследования являются краеугольной частью биосистематики в современном ее понимании. Очень содержательную обзорную статью, посвященную прошлому, настоящему и будущему этой науки опубликовал А. Л. Тахтаджян (1970). Он отметил, что биосистематика представляет собою синтетическую дисциплину, изучающую объект с различных точек зрения и использующую самые разнообразные методы — начиная от фитогеографии и экологии, кончая кариологией, генетикой и биохимией.

Оценивая, однако, современное состояние вопроса и намечая перспективы развития различных отраслей ботаники в СССР, Е. М. Лавренко и Ал. А. Федоров (1970) были вынуждены подчеркнуть, что в настоящее время работа по биосистематике у нас развивается все еще совершенно недостаточно.

Изучение популяций *Veronica gentianoides* проводилось нами в 1970—1971 гг. по профилю гор Малого Кавказа, начиная от 900—1000 м до крайних верхних пределов распространения этого растения на высоте 3700—3800 м над ур. м. на высоких вершинах Южного Закавказья (Арагац).

Поскольку наше исследование имело целью «пройти» через все зоны обитания этой группы генетически взаимосвязанных вероник, мы приняли подразделение на биоклиматические зоны, каждая из которых объединяет экосистемы более дробного ранга. На обширном материале в первую очередь устанавливался состав хромосомных рас в популяциях каждой биоклиматической зоны.

В каждой популяции на проекционных квадратах (1×1 м) закладывались многочисленные выборки для учета частот фенотипов, определения средней плотности популяций, возрастного состава и феногрупп. Подавляющее большинство популяций посещалось неоднократно в разное время вегетационного периода. Для уточнения состава популяций дополнительно закладывались трансекты. В местах взятия выборок описывались растительные ассоциации, брались почвенные образцы, которые анализировались на механический состав, содержание гумуса и pH. Фиксировался материал для эмбриологического изучения различных хромосомных рас.

Уже в первой публикации нами был подчеркнут значительный полиморфизм популяций «. . . по-видимому, в общем значительно больший, чем об этом можно судить по имеющимся пока материалам» (Тумаджанов и Беридзе, 1969 : 1953). Широкий размах изменчивости и внутрипопуляционного полиморфизма, обнаруженный последующими исследованиями, далеко превзошел все наши ожидания. Наблюдения за растениями в природе и в культуре в живых коллекциях, собранных на территории Института ботаники в Тбилиси и высокогорного Бакурианского ботанического сада, выявили необходимость расчленения всего разнообразия форм, сосуществующих в популяциях, на модальные морфобиологические группы, т. е. наиболее распространенные, образующие более или менее стабильное ядро, присутствующее в популяциях в различных соотношениях.

Морфобиологические группы нами принимаются в смысле К. М. Завадского (1968 : 251) как объединяющие закрепленные отбором генетически различные экоэлементы и модификанты (экады) и промежуточные формы. Наличие форм, переходных по различным признакам и их комбинациям, только подтверждает генетическую близость всех морфобиологических групп в пределах отдельных хромосомных рас и панмиктический характер образуемых ими популяций. Особенно обращают на себя внимание популяции *V. gentianoides* с 2n=24 среднегорнолесной широколиственной зоны, обладающие исключительно бурной внутрипопуляционной измен-

чивостью. Очевидно, что в нашем случае мы имеем ситуацию, аналогичную той, которую Форд (Ford, 1940) назвал полигенным полиморфизмом. Для показа диапазона этой изменчивости и фенотипических различий основных морфобиологических групп нами приводятся соответствующие иллюстрации.

Растения из одной и той же популяции, взятые отдельно, особенно наиболее крайние из них (рис. 1, 2), при формально-систематическом подходе легко могли бы служить «образчиками» для «выделения» новых видов, что на самом деле часто имело место в прошлом и, к сожалению, продолжается и ныне. Однако в отношении вероник еще Рэнпп (Rönpp, 1928) отмечал, что изменчивость листьев в пределах отдельных видов во многих случаях была причиной того, что уже в начале прошлого столетия были установлены дюжины видов, которые позже были аннулированы. Из этого следует, продолжал он, что недостаточно изучения гербарных экземпляров и окончательная ясность в разграничение столь изменчивых форм может быть внесена только более широкими наблюдениями. Рэнпп совершенно резонно считал, что здесь необходимы специальные исследования полиморфизма на обширном массовом материале в природе, и, по мере того как будут складываться представления о сущности полиморфизма, неизбежно должно быть сокращено количество ранее описанных видов.

Подобный подход к вопросу, лежащий ныне в основе современных представлений о виде, очень четко сформулирован Завадским (1968 : 170), считающим, что отдельные особи, живущие симпатрически в составе одной популяции, как бы они не выделялись генетически и фенотипически, не являются даже разновидностями. Типологическое понимание вида, продолжает Завадский, окончательно изжило себя и заменяется статистико-популяционной концепцией. Завадский привел ряд убедительных примеров большого многообразия хорошо различимых морфобиологических групп у некоторых видов, описание которых в терминах систематики, по его мнению, представляет собою совершенно бессмысленное занятие. Добавим от себя, что бесполезность подобных занятий особенно очевидна по отношению к расщепляющимся гибридным комплексам.

Гетерогенность отдельных морфобиологических групп в составе природных популяций, конечно, не исчерпывается учетом различий по морфологическим признакам листовой пластинки нижних прикорневых листьев. На самом деле она гораздо сложнее и включает другие типы гетерогенности, например по физиологическим особенностям даже в рамках одной морфобиологической группы, по разделению на феногруппы, по степени фертильности и т. д. и т. п. Краткая характеристика морфобиологических групп будет дана ниже, при рассмотрении популяций, здесь же считаем необходимым подчеркнуть, что в нашем исследовании, вслед за Стеббинсом (Stebbins, 1970), мы исходили из положения, согласно которому биосистематическое изучение полиморфных сложнополитипических групп должно иметь дело прежде всего с процессом эволюции и только во вторую очередь с ее конечным продуктом — вынесением таксономических суждений.

Эта точка зрения полностью созвучна с мнением других исследователей. Так, Эрлих и Холм (1966) считают, что более цельная и логическая интерпретация эволюционных явлений может быть дана, если не ограничивать себя строгими рамками таксономии. В своем очерке методологии в изучении эволюции органического мира Л. Ш. Давиташвили (1968) считает неоправданным в методологическом отношении подход, по которому решение таксономических вопросов принимается как обязательная предпосылка для изучения эволюционного процесса. Он пишет, что сторонники этой точки зрения, вероятно, думают, что раз филогенетическая линия составляется из таксонов (т. е. обычно видов), то сначала надо установить эти последние, а потом уже составлять филогенетические ряды и рассуждать об эволюции. По существу ту же мысль высказал Льюис (Lewis, 1969) в недавно опубликованной статье о видообразовании. Он



Рис. 1. Растения различных морфобиологических групп из одной популяции *Veronica gentianoides* 2n=24. (Уменьш. 2).



Рис. 2. Растения различных морфобиологических групп из одной популяции *Veronica gentianoides* 2n=24. (Уменьш. 2).

считает, что таксономическая классификация форм может быть плодотворной лишь в результате выяснения характера видообразования в анализируемых группах, учет же грубых морфологических особенностей и классификация по ним форм уже сама по себе формализует и упрощает отношения организмов, существующие в природе. Насколько справедливы эти заключения, станет ясным после ознакомления с материалами нашего исследования.

Помещенные на профиле (рис. 3, *см. вклейку*) диаграммы частот отдельных морфобиологических групп представляют собой наглядные модели отдельных местных популяций, каждая из которых обладает некоторым постоянством в соотношениях подобных групп. Очевидно, такие диаграммы, если они составлены на достаточно репрезентативных выборках, дадут практически вполне удовлетворительную информацию не только о фенотипическом облике популяций, но также и о степени гетерогенности каждой из них. Сопоставление подобной информации для популяций различных биоклиматических зон даст возможность сделать ряд важных заключений об эволюции группы.

Обратимся к краткому рассмотрению результатов нашего исследования.

I. Среднегорнолесная широколиственная биоклиматическая зона

На публикуемом профиле зона охватывает высоты от 900 до 1600 м над ур. м. на сильно расчлененных отрогах восточной оконечности Триалетского хребта, сложенных верхнеэоценовыми известняками, песчаниками и глинистыми сланцами палеогена. Атмосферные осадки, выпадающие в нижней подзоне в количестве около 600 мм и более, повышаются до 800 мм и более в год на высотах, превышающих 1200 над ур. м. Почвы относятся к типу ненасыщенных бурых лесных или перегнойно-карбонатных в зависимости от характера подстилающих горных пород и состава лесов (Гулисашвили, 1964). Олуговелые варианты этих почв были изучены для всех мест взятия выборок в популяциях *Veronica gentianoides*. Анализы показали колебание содержания гумуса в верхнем горизонте от 4.5 до 10% при щелочной реакции (pH в пределах 6.5—7.1).

Лесная растительность с господством в нижней подзоне дуба грузинского *Quercus iberica* выше становится более разнообразной, и в составе древостоев местами господство переходит к грабу и буку. Лесные участки мозаично сочетаются с послелесной разнотравно-злаковой луговой растительностью, представленной большим разнообразием ассоциаций. Здесь мы имеем все переходы от мезофильных лугов с доминированием *Trisetum pratense*, *Poa trivialis*, *Poa nemoralis*, *Brachypodium silvaticum*, *Bryza media*, *Festuca pratensis* и других, с богатым по составу разнотравьем, до более или менее остепненных вариантов, в злаковой основе которых доминирование переходит к *Agrostis capillaris*, *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*, *Zerna riparia* и др. с соответствующими изменениями в составе разнотравья. В более высокой подзоне на олуговелых открытых северных склонах становятся обычными такие растения, как *Zerna variegata*, *Poa alpina*, *Campanula glomerata*, *Betonica grandiflora*, *Trifolium canescens*, *T. ambiguum*, *Astrantia maxima* и др.

В экологическом диапазоне этих лугово-лесных экосистем развиваются популяции *Veronica gentianoides*, при характеристике которых по недостатку места мы не можем останавливаться на детальных и всесторонних описаниях каждой из них. Укажем только, что в мезофильных условиях, особенно по лесным опушкам, развит моховой покров с *Dicranum scoparium*, *Tortella tortuosa*, *Thuidinum abietinum*, *Mnium effusum*, *Homolothecium philippeanum*, *Enthodon arthocarpus*.

В результате тщательных кариологических исследований на большом материале из различных популяций для *Veronica gentianoides* впервые установлено широкое распространение хромосомной расы с n=12, по существу господствующей в популяциях среднегорнолесной широколиственной зоны. Таким образом, все полевые работы по анализу популяций

велись уже на этой основе.[1] Распространение *V. gentianoides* в рассматриваемой биоклиматической зоне настолько обширно, что границы между отдельными местными популяциями здесь не всегда очерчены резко, и каждая популяция обычно распадается на полуизолированные субпопуляции. Всю совокупность местных популяций и субпопуляций данной биоклиматической зоны можно отнести к одному комплексу популяций.

Из имеющегося в нашем распоряжении большого фактического материала мы вынуждены ограничиться краткими пояснениями к изображенным на профиле диаграммам, достаточными для вынесения общих заключений о динамических процессах внутри популяций, а также для установления закономерностей топографических и высотных смен.

Прежде чем перейти к популяциям, охарактеризуем вкратце основные морфобиологические группы, выделенные нами после тщательного отбора из большого разнообразия форм *Veronica gentianoides* с 2n=24. Нижние прикорневые листья растений этих групп изображены на табл. I и II, а некоторые характерные растения показаны на рис. 1 и 2.

К группе *а* (табл. I) относятся средних размеров растения с эллиптическими вверх торчащими прикорневыми листьями. Группа эта не представляет, однако, генетического единообразия. С одной стороны, в нее входят хорошо плодоносящие растения с темно-зелеными кожистыми листьями, с другой — также стабильные растения с бледно-зелеными мягкими листьями, слабыми извилистыми цветоносами, длинными расставленными цветоножками и с почти полной женской стерильностью цветков. К константным и стабильным относится морфобиологическая группа *б*, объединяющая растения с прижатой розеткой сидячих округлых листьев, обычно предпочтительно распространенные по более сухим экотопам среди разреженных дубовых лесов.

Небольшие растения этой группы (10—12 см выс.) обладают почти не облиственным стеблем с прижатыми короткими цветоножками. Несмотря на широкую модификационную изменчивость (табл. II), растения данной группы хорошо сбалансированы (см. Беридзе, 1972) и высоко плодовиты. Среди растений этой группы встречаются и теневые формы с круглыми негородчатыми листьями (рис. 2).

Морфобиологическая группа *в* объединяет более крупные растения с длинночерешковыми широко ланцетными кожистыми листьями, также относящиеся к числу наиболее распространенных в популяциях. Растения этой группы тяготеют к более мезофильным условиям, часто господствуют на лесных опушках в нижних ярусах травянистой растительности, обычно с напочвенным моховым покровом.

Особое место принадлежит морфобиологической группе *г*. К ней относятся растения с тонкими, опушенными мелкопильчатыми по краю, сидячими листьями в розетке и высоким безлистным стеблем до 20—25 см. Эта фенотипически очень стабильная группа встречается в популяциях повсеместно на хорошо освещенных и более сухих бугристых склонах, с более остепненным травянистым покровом. Плодовитость растений всегда очень высока. Морфобиологические группы *д*, *е* и *ж* объединяют крупные растения с сетчатой нервацией широких листьев, достигающих 14—15 см дл. и стеблями до 45 см выс. Растения данных групп предпочтительно приурочены к более притененным опушкам широколиственных грабовых и буковых лесов, с мезофильной луговой растительностью. Отдельные растения различаются по степени облиственности стебля, несущего от 1—2 пар мелких листьев до 7—9 пар сидячих нижних, крупных и сильно зазубренных; среди них группа *ж* — это наиболее крупнолистные растения с совершенно ровными краями листовой пластинки.

Заметим попутно, что наследование признака зазубренности или городчатости листовой пластинки, как показывают наблюдения, не сопря-

---

[1] Номера основных экземпляров *V. gentianoides* с 2n=24, хранящихся в гербарии Института ботаники АН ГССР в Тбилиси: 7, 10, 39, 115, 117, 120, 121, 128, 200, 203, 205, 209, 210, 306, 307, 308, 309, 310, 311, 314, 315, 317, 319, 320, 334, 336, 342.

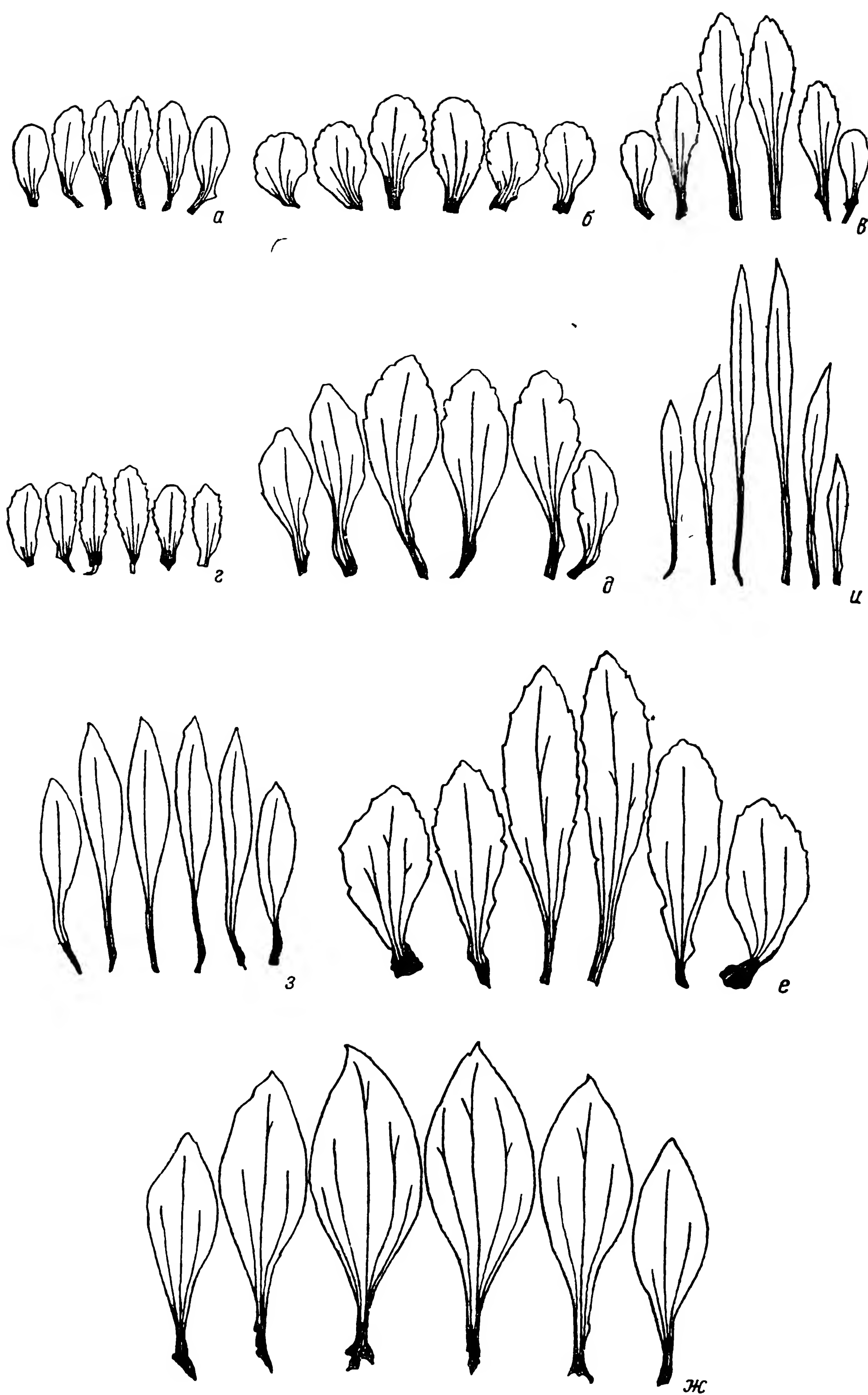


Таблица I

Изменчивость прикорневых листьев растений основных морфобиологических групп в популяциях *Veronica gentianoides* 2n=24. (Уменьш. 2).

жено с другими морфологическими особенностями листа. Среди всех групп, за исключением группы *г*, этот признак может быть развит отчетливо, выражен слабо или отсутствовать вовсе. В связи с этим уместно упомянуть,

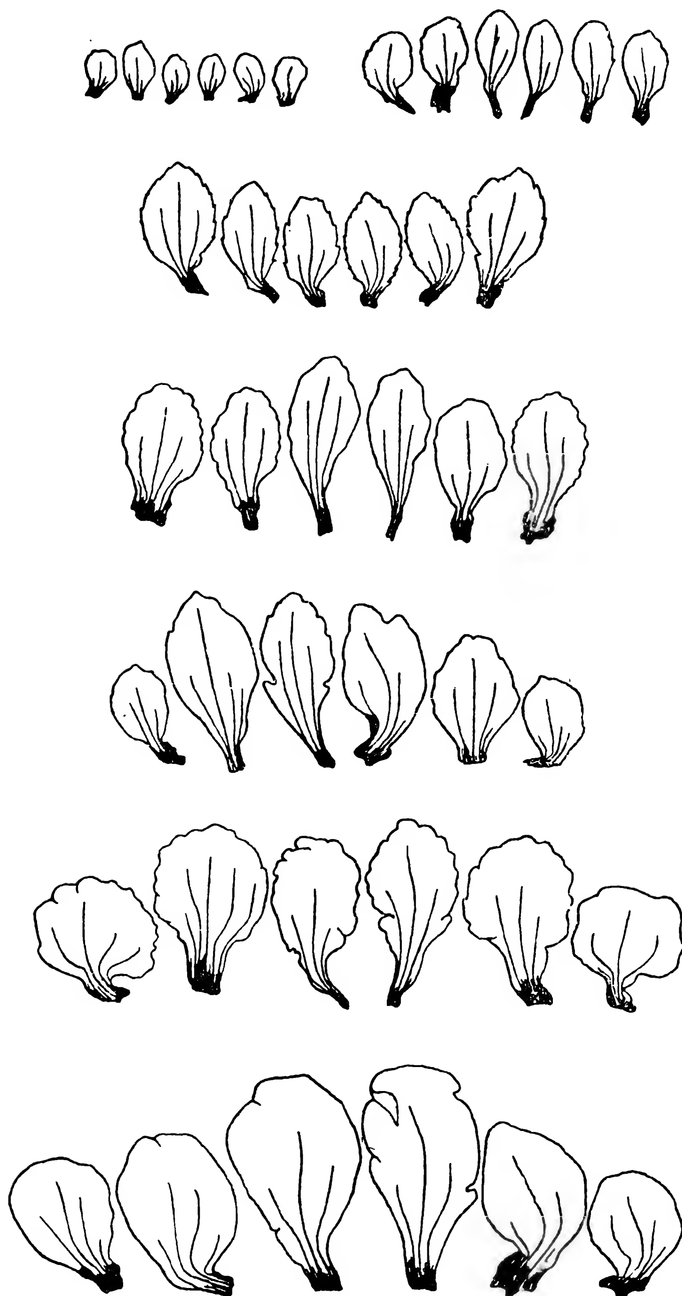


Таблица II
Адаптивные модификации прикорневых листьев у растений морфобиологической группы *б* *Veronica gentianoides* 2n=24. (Уменьш. 2).

что уже давно Корренс (Correns, 1923), весьма тщательно изучавший длинностолбиковые и короткостолбиковые растения *V. gentianoides*, пришел к выводу, что хотя они и представляют наследственно различные типы, однако проявление этого признака группируется вокруг средней величины по кривой случайностей и указывает на наличие полимерных

генов. Очевидно, аналогично этому следует подходить и к наследственной передаче других признаков, и хотя у некоторых морфобиологических групп присутствуют переходные формы, но это обстоятельство вовсе не устраняет различий между далеко стоящими звеньями.



Рис. 4. Растения *Veronica gentianoides*.

1 — 2n=48, *2* — 2n=24, произрастающие в одной из популяций среднегорнолесной биоклиматической зоны. (Умепьш. 2).

Наконец, в ряде популяций с разной степенью обилия присутствуют очень узколистные растения (табл. I, *з*, *и*), фенотипически весьма сходные с высокогорной гексаплоидной *V. gentianoides* 2n=48. Кстати, растения этой степени плоидности спорадически, очень редко, встречались в некоторых популяциях среднегорнолесной зоны, возникая, очевидно, в результате процесса гибридизации и полиплоидизации in situ (рис. 4).

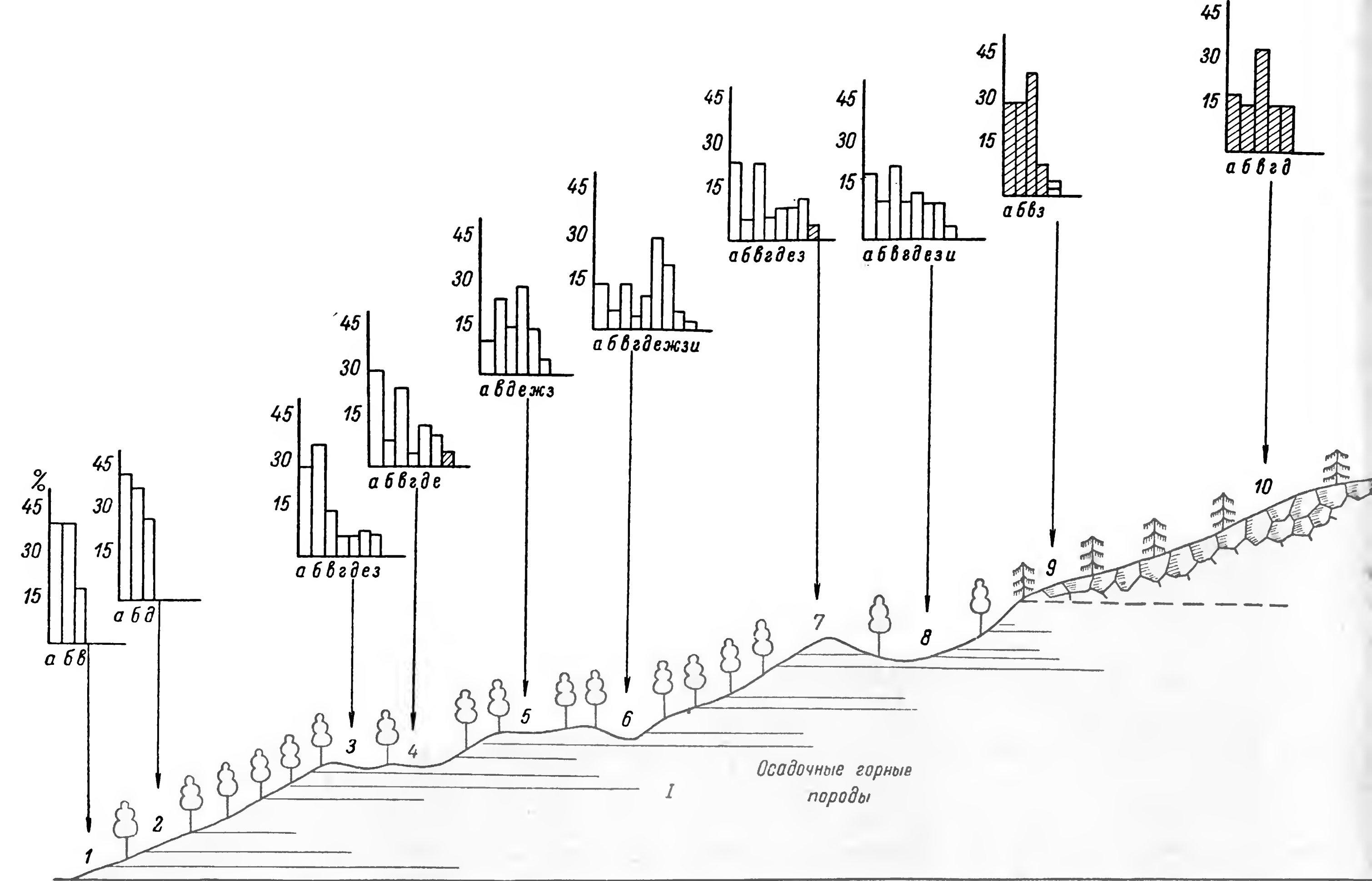
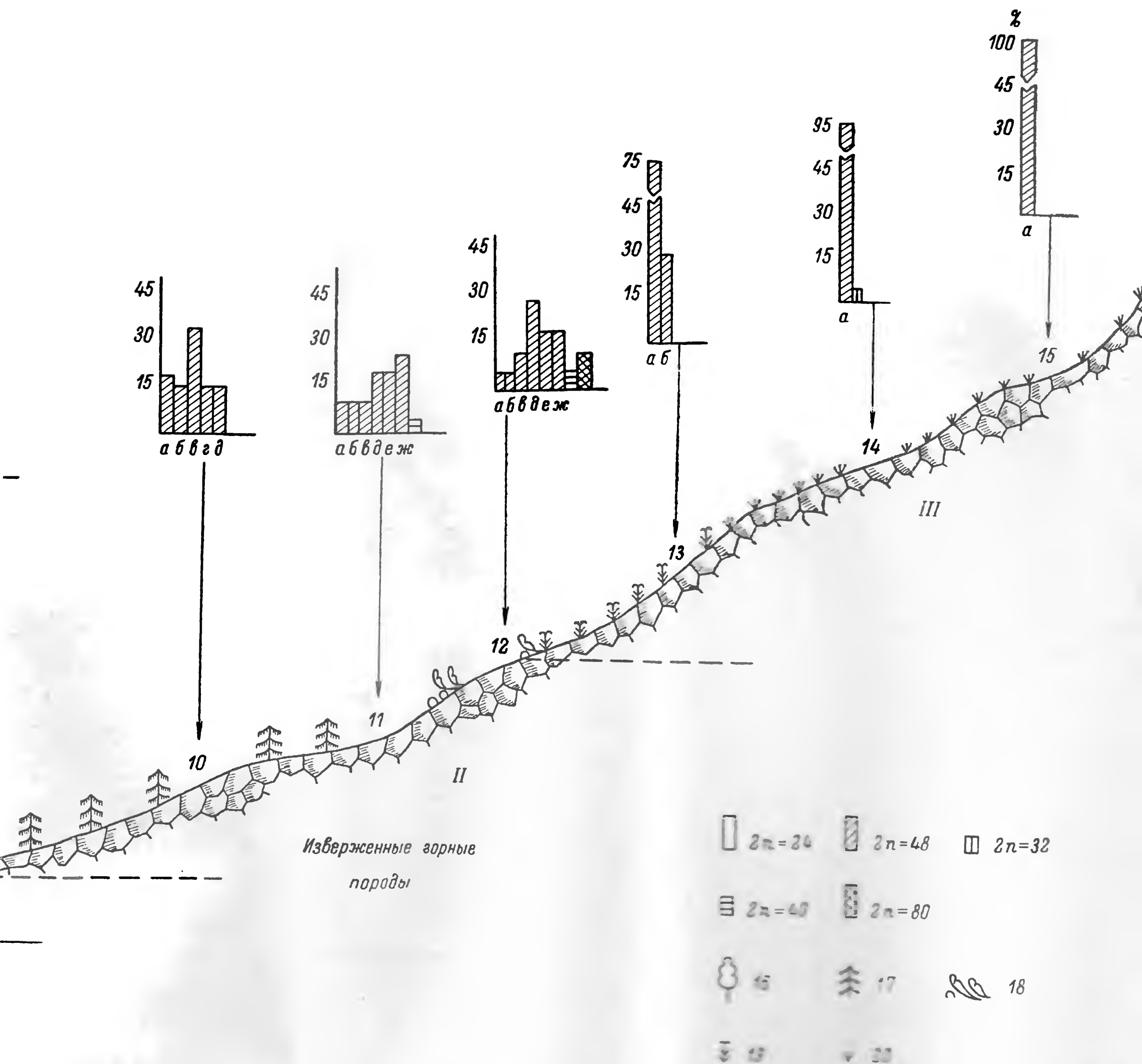


Рис. 3. Профиль распределения популяций *Veronica gentianoides* s. l.

1—15 — популяции *Veronica gentianoides* по профилю, *а, б, в. . .* — частота морфобиологических групп (в процентах) и состав хромосомных рас; *16* — сме
дендроном кавказским; *19* — альпийские луга; *20* — верхнеальпийские ковры. *I*, I



яций *Veronica gentianoides* s. l. в горах Малого Кавказа.

и состав хромосомных рас; *16* — смешанные широколиственные **леса**; ***17*** — соснов... леса; ***18*** — субаль...ское березовое **криволесье**
0 — верхнеальпийские ковры. *I*, *II*, *III* — биоклиматические **зоны**.

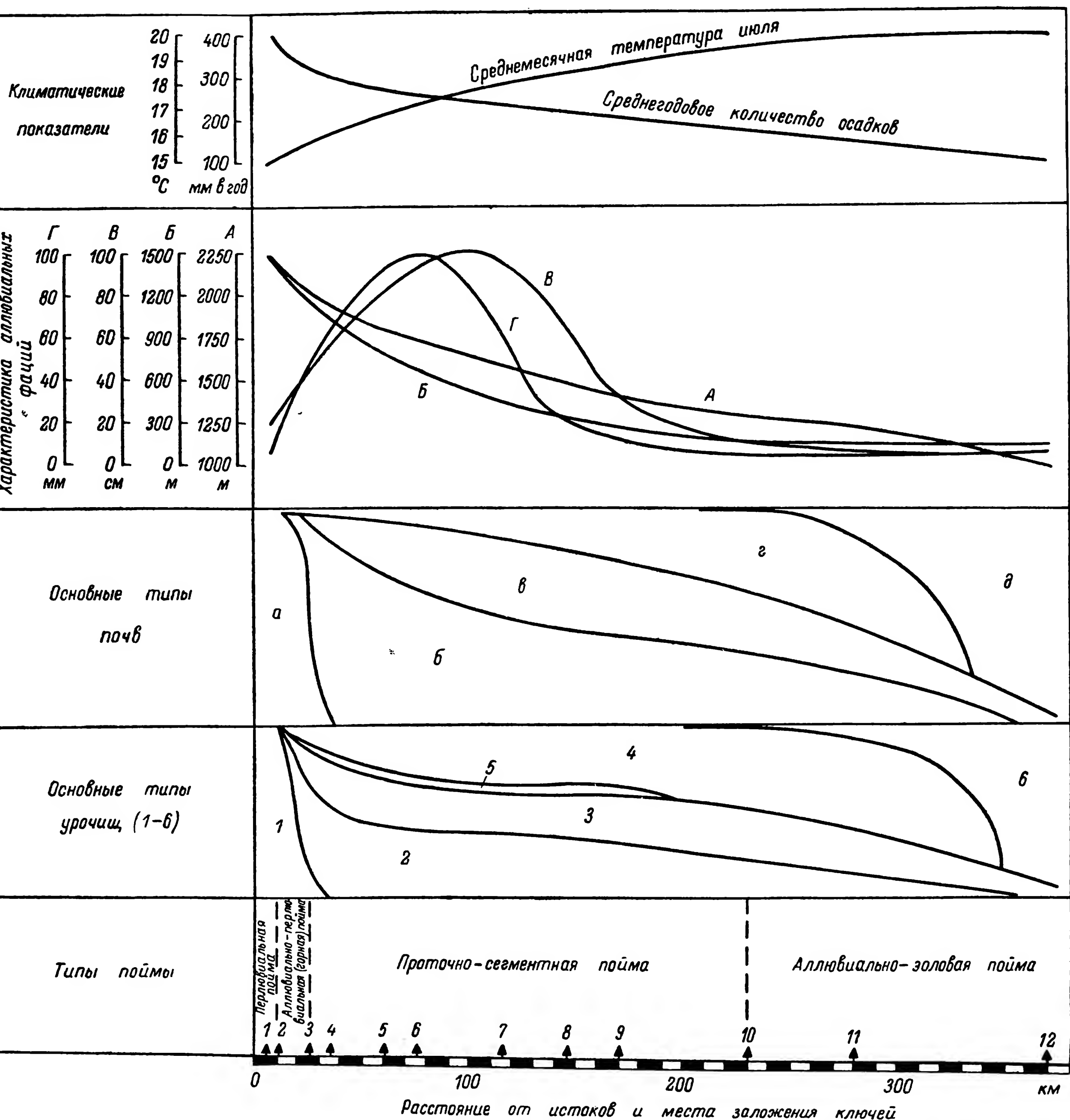


Рис. 2. Основные типы поймы, типы почв и основные урочища р. Онгийн-Гол.

Цифры 1 —12 — №№ ключей. *А, В, С, Д* — геоботанические районы поймы; *1—6* — основные типы урочищ. *…овные урочища*: *1* — заиленные и заторфованные отложения перлювия, *2* — галечники, *3* — влажные лога, *4* — гривы и дрени…ванные местообитания, *5* — старицы, *6* — аллювиально-эоловые отложения. *Основные типы почв*: *а* — пойменно-луговые тор…нистые на перлювии, *б* — пойменно-луговые оглеенные солончаковатые суглинистые на гальке, *в* — пойменно-луговые остеп…ющиеся суглинистые (пойменно-каштановые) на песке, *г* — пойменно-луговые остепняющиеся супечаные на песке, *д* — эолово…лювиальные песчаные светло-каштановые. *А* — высота над уровнем моря, *Б* — ширина поймы, *В* — мощность пойменного аллювия, *Г* — размеры частиц лугового аллювия.

Дополнительно следует указать на присутствие в популяциях более или менее значительного процента позднецветущих феногрупп. Наблюдения показывают, что запаздывающее на 1—1.5 месяца цветение большей частью свойственно растениям с кожистой ланцетной пластинкой листа. Наконец, наряду с растениями модальных групп и адаптивными модификантами во многих популяциях были встречены отдельные аберрантные формы.

Из наиболее низкогорных популяций на профиле показаны две. Первая из них занимает небольшую, хорошо освещенную поляну в окружении дубового леса, а вторая приурочена к более мезофильным условиям среди тенистых дубово-грабовых лесов. Спектры обеих популяций, как видим, не отличаются разнообразием, но по соотношению отдельных морфобиологических групп они обнаруживают значительные расхождения. Плотность популяций в отдельных выборках сильно варьирует и в среднем составляет 75—90 розеток на 1 м^2, а количество цветущих растений колеблется в пределах 10—20%. Возрастной состав также показывает значительную изменчивость. Всходы весьма обильны в полосе лесных опушек с мезофильной травянистой растительностью и моховым покровом, где в некоторых выборках они составляют более 100% по отношению к взрослым розеткам. Однако выживаемость всходов к концу лета редко превышает 5—7%.

В более высокой по профилю гор ступени, на пологом холмистом рельефе, популяции *Veronica gentianoides* получают особенно широкое распространение и достигают наибольшего разнообразия. На профиле приводятся диаграммы нескольких популяций, показывающие различные средние соотношения частот морфобиологических групп в зависимости от характера местообитаний. Например, в популяции № 3, занимающей обширный холмистый южный склон с преобладанием маломощных почв и остепненных вариантов луговой растительности, при значительной насыщенности фенотипического спектра, наиболее распространены растения группы б. В некоторых выборках, заложенных по взбугренным участкам склонов, господство низкорослых растений этой группы достигало 70—75%. Наоборот, по понижениям фенотипический спектр выборок уклоняется в сторону других морфобиологических групп, очевидно имеющих определенное селективное преимущество в более мезофильных условиях под сомкнутой травянистой растительностью. Плотность популяций колеблется в пределах 100—120 розеток на выборку, из них количество цветоносных не превышает 20%, а всходов обычно очень немного.

Популяция № 4, занимающая выровненный склон с мощными глинистыми почвами, обладает несколько отличным спектром за счет значительного снижения частот группы б и возрастания других. В отдельных выборках здесь обычно сочетаются различные морфобиологические группы, но отдельными куртинами *V. gentianoides* образует плотный сомкнутый ковер с рекордным количеством розеток до 500 на 1 м^2. В этом случае абсолютное преобладание получают растения, хотя и относимые к морфобиологической группе *а*, но почти полностью стерильные, бледно-зеленые и благодаря плагиотропному корневищу обладающие повышенной способностью вегетативного размножения. Таким образом, данная морфобиологическая группа, неизменно присутствующая во всех популяциях, не является абсолютно гомогенной и должна рассматриваться как интегрированное выражение среднего морфологического типа, очевидно оптимального для популяции широколиственной лесной биоклиматической зоны. Отметим в этой связи, что в ряде морфобиологических групп явно проявляет себя сочетание полового воспроизведения семян с факультативным апомиксисом, именно с псевдогамией, на существование которой у вероник указали еще Замелис и Мерделис (Zamelis u. Merdelis, 1931). Проведенные нами эксперименты с опылением чужой пыльцой предварительно кастрированных цветков на различных растениях данной хромосомной расы также свидетельствуют об этом.

Изолированная популяция № 5 занимает пологую лощину, протяженностью до 1 км среди грабово-букового леса. По дну лощины — мезофильная луговая растительность со значительным участием *Veronica gentianoides*, популяции которой отличаются общими сдвигами в сторону преобладания теневых опушечных и луговых морфобиологических групп, в основном представленных более крупными модификантами. Следует также отметить чрезвычайную выраженность у растений всех групп городчатости и зазубренности краев листовой пластинки, несвойственную ни одной из изученных популяций. Очевидно, данное явление следует связывать с особенностями генетической информации первоначальной выборки основателей этой популяции.

Изолированная популяция № 6 приурочена к небольшой наклонной узкой лощине, склоны которой заняты сомкнутым мелколесьем лиственных пород и кустарников. В нижней части лощина расширяется и заканчивается широким луговым конусом с отдельными крупными деревьями граба. Заложенные выборки показали значительную плотность популяции в верхней, более каменистой части лощины и заметное ее снижение (до 60—70 розеток) в нижней, занятой сомкнутым травяным покровом. Общий спектр этой небольшой по площади, но очень гетероморфной популяции включает все основные морфобиологические группы, в том числе и наиболее крупные узколистные растения, соотношения которых показаны на диаграмме (см. также рис. 4).

Популяции № 7 и № 8 расположены на больших высотах на расстоянии 6 и 10 км от рассмотренных ниже. Разделяющие их промежуточные хребты представлены северными лесистыми склонами и южными крутыми, часто скалистыми откосами с луго-степями, местами в комплексе с трагакантниками, т. е. типами местообитаний, непригодными для массового поселения этого вида.

Обширная популяция № 7 занимает склоны северного румба луговой вершины в диапазоне высот от 1400 до 1600 м над ур. м. Дифференциация внутри популяции по соотношению отдельных морфобиологических групп здесь также выражена хорошо, но общей ее особенностью является уклонение среднего спектра в сторону узколистных морфобиологических групп, повышенный процент поздноцветущих феногрупп и спорадическое участие гексаплоидной вероники.

Наконец, популяция № 8, на которой мы заканчиваем рассмотрение данной биоклиматической зоны, занимает значительную площадь на бугристом пологом склоне с отдельными группами деревьев граба, бука и дуба *Q. macranthera*. Сравнение модельных выборок показывает большое разнообразие узкоместных спектров по составу морфобиологических групп, среди которых только здесь по сухим бровкам лощин констатировано массовое распространение и господство стабильной морфобиологической группы *г*. Вполне естественно, что в связи с таким разнообразием общий суммарный спектр популяции носит более выровненный характер.

II. Верхнегорнолесная елово-сосновая и субальпийская лесо-луговая биоклиматическая зона

Описанные выше популяции *Veronica gentianoides* 2n=24 протягиваются до лавового вулканического нагорья южной Грузии. На данном стыковом участке линию профиля мы переносим к юго-западу, в район несколько более влажного лесистого Бакурианского плато и ограничивающих его с юга высоких хребтов системы Цхра-Цкаро, сложенных лавовыми покровами (базальтами, андезитами и туфоандезитами) в основном послетретичного возраста (Джавахишвили, 1947).

Климат здесь приобретает черты умеренно холодного, но достаточно влажного, типичного для верхнегорнолесного пояса северной части Малого Кавказа. Средние годовые суммы осадков достигают 800 мм, а еще выше, в субальпийском поясе, климат становится холодным, а количество осадков возрастает до 1200 мм в год. В составе лесной растительности

преобладают хвойные леса — еловые на северных склонах и сосновые на южных, сильно олуговелые редины которых отдельными участками достигают 2100—2200 м над ур. м. На северных склонах в субальпийском поясе обычны березняки, а по верхнему пределу березовые криволесья в сочетании с кавказским рододендроном. Почвы относятся к типу подзолистых лесных или луговолесных с хорошо развитым гумусовым горизонтом. Олуговелые варианты этих почв были изучены в ряду характерных ассоциаций с участием *Veronica gentianoides*. Анализ показал значительные колебания в содержании гумуса в различных выборках от 10.5 до 39% при кислой реакции (pH от 5.1 до 5.8).

В общем распространении *V. gentianoides* в составе лугово-лесных экосистем данной зоны наблюдается следующая особенность. Ацидофильные еловые леса и луговые пространства на их месте вовсе лишены этого растения. Нами была встречена единственная сохранившаяся на скалистых выходах по опушке елового леса небольшая реликтовая популяция *Veronica gentianoides* 2n=24 в районе Сакочави. Только начиная с собственно Бакурианского плато, растение это, сопутствуя сосновым лесам и луговой растительности на их месте, встречается в массе вплоть до субальпийского пояса, где популяции его достигают наибольшего разнообразия.

Выяснилось, что на стыке этих двух биоклиматических зон, отмеченных на Малом Кавказе сменой осадочных горных пород на изверженные, пролегает резкий рубеж, отделяющий популяции *V. gentianoides* 2n=24 широколиственной лесной зоны от популяций *V. gentianoides* 2n=48 верхнегорнолесной и субальпийской зоны.[1]

Изменчивость листовой пластинки нижних прикорневых листьев различных морфобиологических групп в популяциях данной хромосомной расы видна из табл. III. Прежде всего, по сравнению с аналогичной таблицей для *V. gentianoides* 2n=24, обращает на себя внимание полное отсутствие крупных широколистных растений и нарастающее акцентирование признака узколистности.

Только в первых четырех морфобиологических группах можно усмотреть известный параллелизм: а именно в основной среднеузколистной группе *а*; в группе *б*, корреспондирующей соответствующей круглолистной группе (рис. 5); также в наиболее обычной широко распространенной группе *в*, и, особенно, в группе *г*, представленной здесь буквально фенотипической копией растений соответствующей группы в популяциях *V. gentianoides* 2n=24, но только уже более высокоплоидной хромосомной расой. По своей экологии растения этих групп также весьма сходны. К трем следующим морфобиологическим группам отнесены растения с различной выраженностью узколистности крупных кожистых листьев, достигающих 15—17 см длины. Все они, развиваясь в нижних ярусах мезофильной субальпийской луговой растительности, обнаруживают большую экологическую близость. Возможно, что в данном случае мы имеем пример явления, присущего, по Завадскому (1968 : 251), группам, состоящим из смеси модификантов и константных форм. Только последние две очень узколистные морфобиологические группы, наоборот, представляют крайний константный тип, спорадически встречавшийся нам на сухих и скалистых участках среди разреженных сосняков.

Вместе с основной массой растений *V. gentianoides* 2n=48 здесь присутствуют также растения других хромосомных рас, особенно характерные для субальпийского пояса. Это — пентаплоиды с 2n=40 (табл. IV), фенотипически очень сходные с гексаплоидной расой, и декаплоиды с 2n=80, крупные грубостебельные растения, достигающие 50—60 см выс.

Диаграмма № 9 может служить типовой для средних показателей нескольких изученных субпопуляций на высоте 1700 м на послелесном лугу

---

[1] Номера основных образцов *V. gentianoides* 2n=48, хранящихся в гербарии Института ботаники в Тбилиси: 48, 64, 78, 91, 92, 93, 100, 104, 105, 214, 221, 223, 233, 241, 255, 267, 268, 269, 270, 276, 277, 285, 290, 295, 297. Тетраплоидная раса № 301, пентаплоидная 215, декаплоидная 355, 361.

южного склона среди разреженных сосняков. При общей обедненности спектра отдельные выборки в расположенных по соседству участках различных ассоциаций луговой растительности по соотношению морфобиологических групп обнаруживают определенные различия.

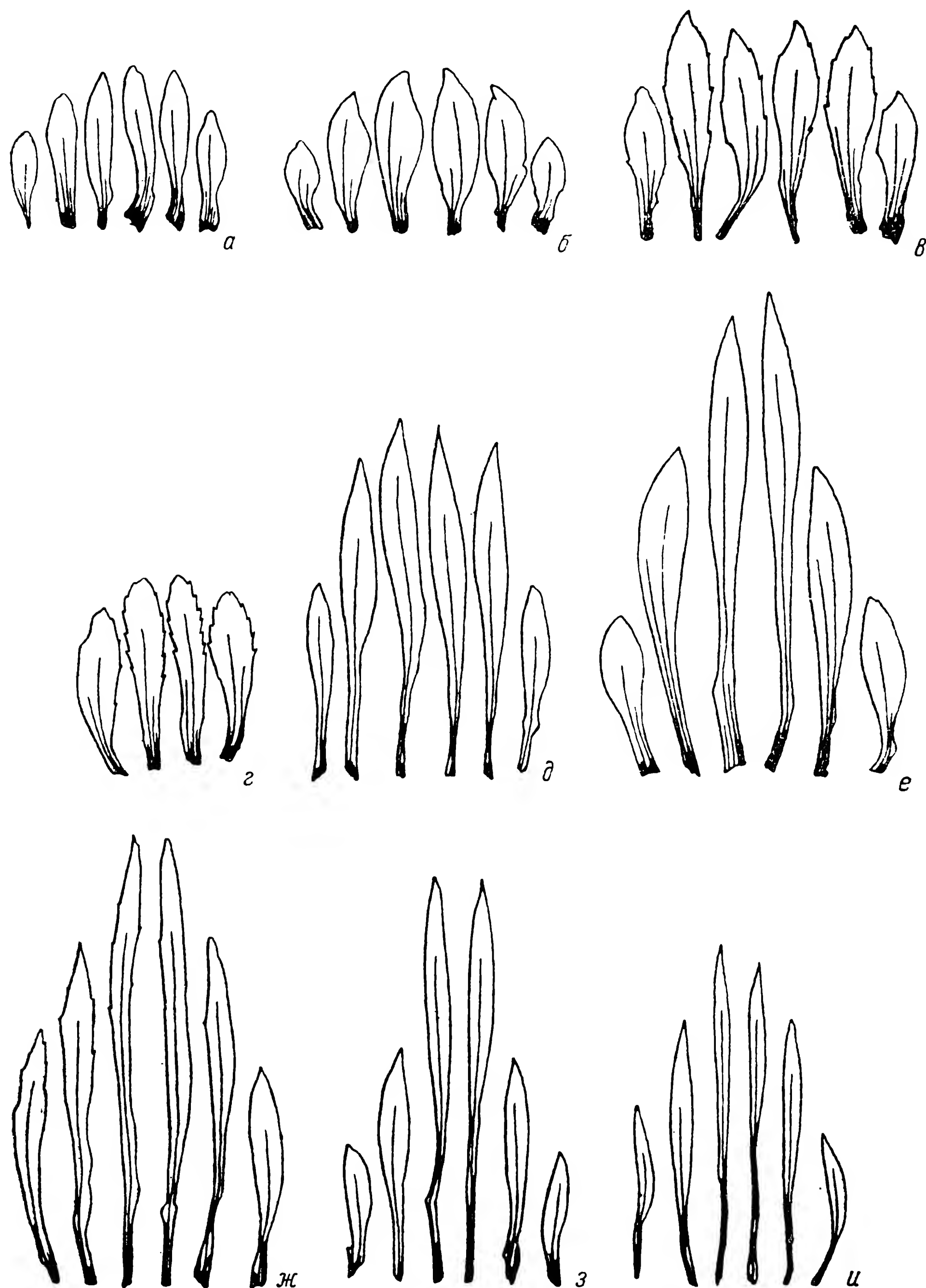


Таблица III

Изменчивость прикорневых листьев растений основных морфобиологических групп в популяциях *Veronica gentianoides* 2n=48. (Уменьш. 2).

В более высокой ступени нами весьма детально изучены популяции на южных склонах горы Цхра-Цкаро. По-существу мы имеем по всему склону одну непрерывную популяцию, дифференцированную по различным экотопам и соответствующим им луговым ассоциациям среди парковых

субальпийских сосняков. Для более сухих участков склона крутизной до 25—30° на высоте 2000—2100 м состав морфобиологических групп показан на диаграмме № 10. Плотность популяции достигает 100—125 розеток на 1 м², развитых в нижних ярусах несколько разреженного травостоя с *Calamagrostis arundinacea*, *Zerna variegata*, *Koeleria gracilis*, *Agrostis capillaris*, *Libanotis transcaucasica* и др.



Рис. 5. Растения различных морфобиологических групп из популяций *Veronica gentianoides* 2n=48 альпийской биоклиматической зоны.

1, *2* — Цхра-Цкаро; *3* — Арагац. (Уменьш. 2).

Фенотипический спектр субпопуляций (диаграмма № 11), занимающих вогнутый мезорельеф с участками мезофильных лугов с *Anemone fasciculata*, *Betonica grandiflora*, *Campanula lactiflora*, *Cephalaria gigantea* и др., претерпевает уклонения в сторону выдвижения на первый план других морфобиологических групп, в основном *д*, *е* и *ж*, крупных жестколистных растений, рассеянно встречающихся в нижних ярусах сомкнутого травостоя. Однако и здесь, где травостой несколько разреживается, появляются растения других групп, за исключением группы *г* (очевидно, как и в популяциях первой биоклиматической зоны, узкоспециализированной к ксерофитным условиям местообитаний).

В полосе развития субальпийского березового криволесья и куртин рододендрона на северных склонах вдоль гребневой линии хребта на вы-

соте 2300—2400 м популяции *V. gentianoides* носят сугубо смешанный характер. Именно здесь мы имеем явный «пик» в разнообразии не только фенотипического спектра, но и состава хромосомных рас перед резким

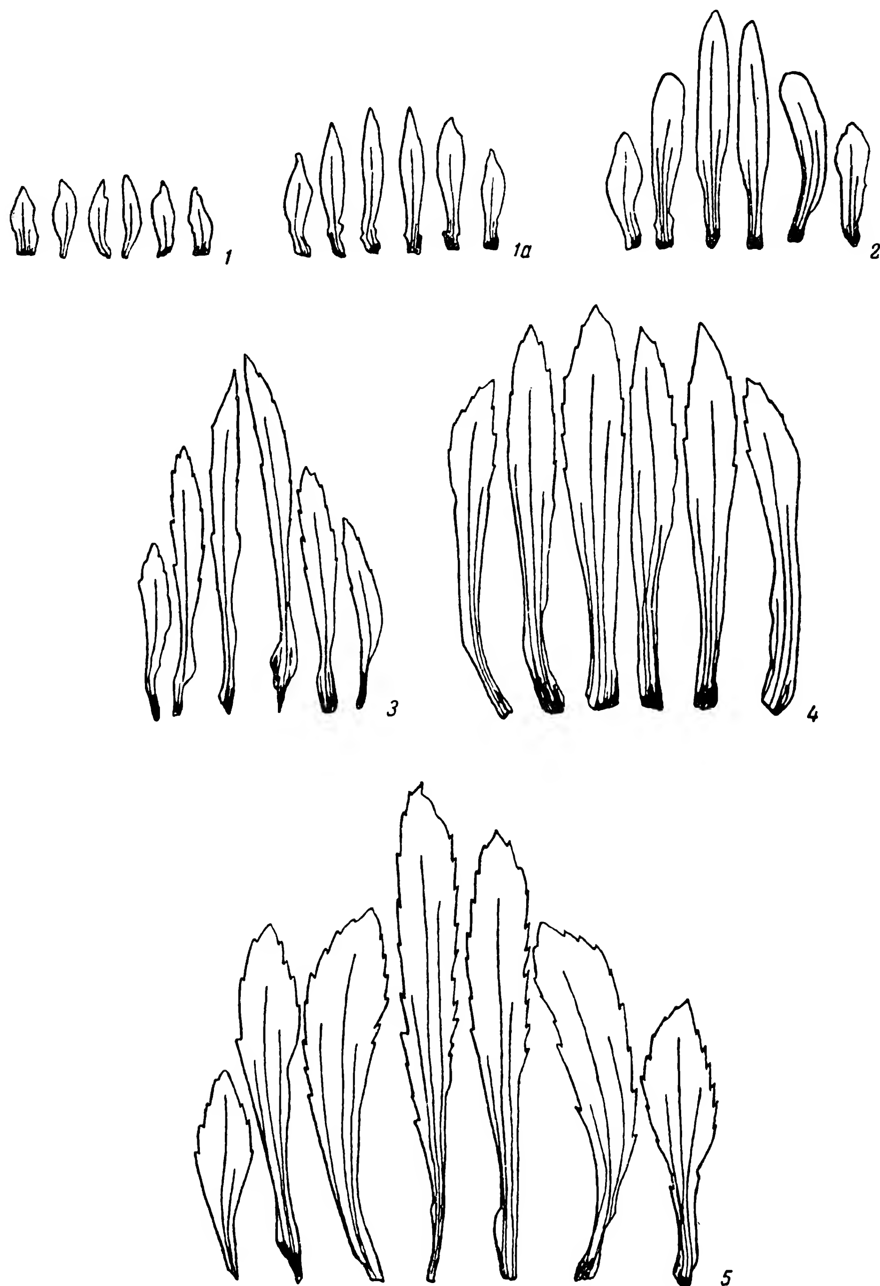


Таблица IV

Прикорневые листья растений различных хромосомных рас *Veronica gentianoides*. (Уменьш. 2).

1—1a — 2n=48 (Арагац); *2* — 2n=32 (Арагац); *3* — 2n=40 (Цхра-Цкаро); *4* — 2n=80 (Шавнвбада); *5* — 2n=80 (Цхра-Цкаро).

спадом в более однообразных условиях экосистем альпийского пояса. В местах выхода на дневную поверхность горных пород, несколько разреженного травянистого покрова среди куртин рододендрона кавказского и сильного развития мхов, преимущественно *Rhytidiadephus triquetrus*

с ярусом черники и брусники, наряду с пентаплоидами (2n=40) обычны растения декаплоидной вероники (2n=80). Состав популяции изображен на диаграмме № 12.[1]

III. Альпийская горно-луговая биоклиматическая зона

Для данной зоны характерно резкое снижение полиморфизма и постепенный переход к господству в популяциях *V. gentianoides* одной морфобиологической группы. Для хребта Цхра-Цкаро на высоте 2700 м приводится диаграмма 13, иллюстрирующая популяцию, развитую на фоне щебнистого альпийского луга с *Festuca supina*, *Alchimilla erythropoda*, *Carex tristis*, *Chamaesciadium acaule*, *Minuartia caucasica*, с моховым покровом из *Tortella tortuosa*. Здесь все еще присутствуют два морфобиологических типа (см. рис. 5).

Популяции более высокого верхнеальпийского пояса были исследованы на склонах горы Арагац в Армении. Вулканический конус горы Арагац в привершинной зоне покрыт мощным покровом четвертичных андезито-базальтовых лав и туфов. Климат типично высокогорный, континентальный, с годовым количеством осадков 800 мм, длительной снежной зимой и засухой во второй половине лета. Почвы маломощные горно-луговые и торфянисто-дерновые кислой реакции (pH 5.0—5.4), с содержанием гумуса в верхнем горизонте 15.5—22%. В составе растительности господствуют альпийские низкотравные ковры с *Campanula tridentata*, *Festuca supina*, *Taraxacum crepidiforme*, *Astragalus incertus*, *Primula algida*, *Tripleurospermum subnivale*, *Sibbaldia semiglabra*, *Ranunculus aragazii*, *Pedicularis crassirostris* с большим участием *Veronica gentianoides*. Из мхов повсюду обычен *Polytrichum alpinum*.

Здесь развиты фенотипически несколько отличные, небольшие по размерам, очень выровненные по общему облику растения гексаплоидной вероники, принадлежащей к одной морфобиологической верхнеальпийской группе (см. табл. IV). Естественно, что растения эти, в зависимости от местных почвенных условий, также подвержены модификационной изменчивости. Плотность популяции высока, и вероника местами господствует в составе ковров, поднимающихся среди каменных россыпей до 3800 м над ур. м. На высоте 3250 м зафиксировано спорадическое участие тетраплоидной расы *V. gentianoides* с 2n=32. Диаграммы № 14 и 15 заканчивают линию профиля на крайнем верхнем пределе распространения этого растения на горе Арагац. Результаты определения чисел хромосом на более чем 30 растениях из арагацской популяции опубликованы А. И. Погосяном и др. (1971).

Подведем некоторые итоги. Самый беглый обзор представленного нами материала убеждает, что он мог бы послужить для рассмотрения ряда общих вопросов в аспекте широкоизвестных работ Клаузена, Кека и Хизи (Clausen, Keck a. Hiesey, 1940—1945) или цитологических исследований Эрендорфером (Ehrendorfer, 1962, 1971) генезиса флоры Средиземья и Центральной Европы на примере родов *Galium*, *Achillea*, *Knautia* и других, или, наконец, работ Гиноше (Guinochet, 1938, 1969) по изучению цитологических внутривидовых отличий у ряда растений флоры Альп в связи с описательной фитоценологией. Совершенно несомненно, что для обсуждения этих вопросов и вынесения окончательных суждений необходимы дальнейшие, более углубленные исследования популяций из других частей ареала *Veronica gentianoides*. Поэтому в настоящей статье мы ограничимся лишь некоторыми вопросами, связанными с интерпретацией нового фактического материала.

[1] По материалам, доставленным научн. сотрудн. Т. Мардалейшвили из субальпийского пояса Северной Армении, дополнительно установлена хромосомная раса 2n=56, чем еще больше подкрепляется сформулированный выше вывод.

Прежде всего подчеркнем, что многочисленные определения чисел хромосом выявили два модальных для *V. gentianoides* числа: 2n=24 и 2n=48. До наших исследований по литературным данным гексаплоидная *V. gentianoides* считалась единственной для данного политипического вида хромосомной расой. Наши первые исследования, основанные на материалах из живых коллекций, а также сборах в некоторых районах Большого Кавказа, выявили полиплоидный ряд в составе этого вида, но они не были еще достаточны для раскрытия структуры вида в целом.

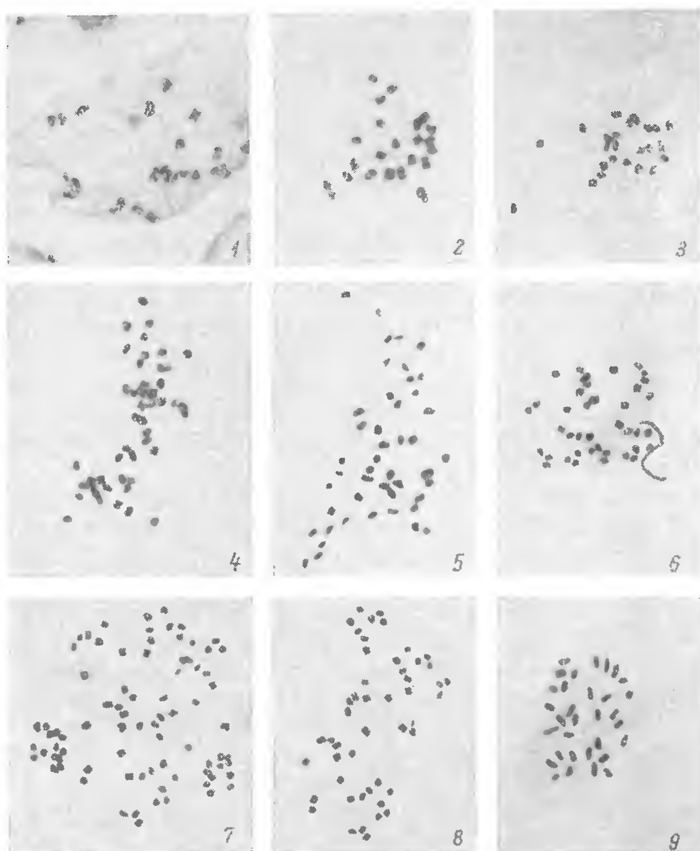


Таблица V

Хромосомные наборы *Veronica gentianoides* Vahl из различных биоклиматических зон. (Увел. 12.5×100.12).

I *биоклиматическая зона*; *1—3* — 2n=24; *4* — 2n=48; II *биоклиматическая зона*; *5* — 2n=48; *6* — 2n=40; *7* — 2n=80; III *биоклиматическая зона*; *8* — 2n=48; *9* — 2n=32.

В настоящее время можно считать доказанной специфическую приуроченность отдельных уровней плоидности к различным биоклиматическим зонам и преимущественное участие наиболее распространенных хромосомных рас в сложении популяций *Veronica gentianoides* по высотному профилю гор. (Табл. V).

Хорошо известно, что в группах сложнополитипических видов, подобных изученному нами, возможны полноценные сочетания всех видов полиплоидности, от авто- и аллополиплоидии до сегментальной полиплоидии. В этой связи в первую очередь следует обратить внимание на гаплоидное число n=12 и попытаться найти ему место в полиплоидном ряде данного политипического вида, высшим членом которого является декаплоидная раса (2n=80). Исходя из давно установленного основного числа x=8

(Huber, 1927) широко распространенная в среднегорнолесной зоне хромосомная раса 2n=24 должна считаться триплоидом.

Триплоиды (например, полигаплоиды с тремя геномами), как правило, являются стерильными и способны размножаться только вегетативно. Однако еще Мюнтцинг (1967) указал, что если геномы гомологичны или частично гомологичны и если числа хромосом четны, то это может привести к образованию бивалентов, и такой организм будет плодовитым. Очевидно, в этом случае триплоид может оказаться вполне жизненным и ему может принадлежать важная роль как одному из основных звеньев в полиплоидном ряде. Расширяющееся изучение полиплоидии у растений дает все больше материалов, подтверждающих факт широкого распространения триплоидных форм; при этом выясняется, что триплоидам, как наименьшим по степени полиплоидии расам, присуща наибольшая жизнеспособность, приводящая в конечном итоге к элиминации предковых диплоидных рас. На это обстоятельство было указано и нами в первой публикации (Тумаджанов и Беридзе, 1969).

В специальной литературе уже давно подчеркивалось, что триплоидия является одной из важных форм полиплоидии, заслуживающей детального изучения. С этой целью нами начато эмбриологическое изучение отдельных хромосомных рас, первые результаты которого публикуются в статье Р. К. Беридзе (1972).

Совокупность всех материалов нашего исследования свидетельствует не только об очень сложном составе популяций *Veronica gentianoides* с 2n=24, но также и о том, что по мере эволюции полиплоидного ряда в данном политипическом виде раса эта заняла место исходных для всей системы в целом древних диплоидных предковых форм, которые можно было бы объединить в гипотетическую *Veronica «pragentianoides»*.

На ряде примеров Фаварже (Favarger, 1961) рассмотрел вопрос о возможности в пределах близких циклов принимать разные основные числа и, следовательно, расширять круг диплоидных рас на различных основных числах. Он считает, что расы с наименьшей степенью полиплоидии, дающей наибольший жизненный эффект, в конце концов цитогенетически сами ведут себя как диплоиды и, таким образом, начинают свою собственную линию развития. При этом Фаварже подчеркнул, что еще Тишлер, почувствовав опасность, которая связана с рассмотрением полиплоидии, если при этом опираться только на одно основное число x, изменил первоначальную концепцию и был вынужден признать для ряда таксонов вторичные, более высокие основные числа.

Недавно Джонсс (Jonss, 1970) также указал на полиплоидное повышение основных чисел. По его мнению, подобное явление, очевидно, много раз происходило в процессе эволюции, и можно только удивляться, насколько эффективными являются сложные построения с немногими старинными основными числами, при помощи которых, как пишет он, мы сумели нарисовать правильную картину эволюционных событий.

На самом деле нами вскрыт замечательный пример, подтвержденный рядом фактов, происходящего буквально in optima forma перехода на новое основное число x=12 в системе полиплоидной *V. gentianoides*, и этот более молодой параллельный полиплоидный ряд как бы вплетен в филогенетически более древний на основе предковых диплоидных форм с x=8.

У нас нет возможности по недостатку места остановиться на детальном разборе этого и многих других положений. Отметим только, что свидетелями сложного многоярусного процесса полиплоидизации в этом политипическом виде являются древние тетраплоиды с 2n=32 (x=8), установленные для Большого и Малого Кавказа; такой же древней является прошедшая шлифовку длительным отбором широко распространенная в высокогорьях Малого Кавказа гексаплоидная (2n=48) вероника. Одновременно с этим в субальпийском поясе присутствует филогенетически более молодая тетраплоидная вероника, тоже с 2n=48 (x=12), но фенотипически резко отличающаяся от гексаплоидной. Таковы, например, крупные ши-

роколистные растения, изредка встречающиеся на Малом Кавказе (окр. озера Севан, Дилижан), но весьма обычные на Большом Кавказе.

Все это доказывает динамичность полиплоидного комплекса во времени и происходящие смены одних уровней полиплоидии другими, свидетельствующие об активности данного политипического вида и бурно протекающих в отдельных его звеньях микроэволюционных процессов. Особенно это касается хромосомной расы с 2n=24, высокая степень гетерогенности которой, наблюдаемая повсеместно в среднегорнолесной биоклиматической зоне, является одним из проявлений общей стратегии в эволюционном развитии всей системы в целом. Популяции данной зоны поставляют материал для перехода к новым высокогорным зонам адаптации, причем происходящие в недрах популяций общие сдвиги в сторону преобладания луговых узколистных морфобиологических групп должны рассматриваться как предадаптационный процесс, предшествовавший на Малом Кавказе массовой полиплоидизации при переходе в новую адаптативную зону.

Очевидно, на протяжении длительных этапов в геологическом масштабе времени такой переходной ступенью служили субальпы с их лабильной лесолуговой экосистемой. Этим следует объяснить максимальную концентрацию именно здесь наибольшего разнообразия хромосомных рас, среди которых происходил отбор наиболее резистентных особей для колонизации более высокой альпийской зоны. Н. В. Тимофеев-Ресовский (Тимофеев-Ресовский и др., 1969) считает, что явления, лежащие в основе адаптации любого масштаба, совершенно неизбежно должны протекать на микроэволюционном уровне.

Обеднение популяций в высокогорьях полностью согласуется с известными закономерностями, характеризующими периферические части ареала видов; селективное же преимущество распространенного здесь одного гексаплоидного морфобиологического типа связано также с определенной физиологической адаптацией к суровым условиям континентальных высокогорий и кислым торфянистым почвам на изверженных горных породах.

Таким образом, только в познании общей стратегии эволюционных тенденций лежит единственно разумный путь, идущий через цитологический и популяционный анализ к раскрытию существующих в природе филогенетических взаимоотношений между различными звеньями в сложнополитипических видовых системах. И трудно себе представить что-либо более бесперспективное, чем приемы «старой традиционной» систематики, оперирующей со случайно вырванными из подобных живых систем засушенными растениями, запертыми в шкафах гербариехранилищ.

Нам представляется совершенно несомненным, что *Veronica gentianoides* sensu latissimo при условии дальнейшего всестороннего изучения может послужить модельным объектом для раскрытия и объяснения сходных ситуаций для ряда других групп растений, также находящихся в активном состоянии видообразовательных процессов.

К работам были привлечены младшие научные сотрудники БИН АН ГССР: М. Рамишвили, постоянно принимавшая участие в полевых исследованиях, Н. Мусеридзе, выполнившая анализы почвенных образцов, Г. Кикава, исполнивший зарисовки всех иллюстраций, и другие лица, помогавшие в пополнении и сохранении живых коллекций, в определении гербария мхов и т. д. Всем этим лицам, а также директору Тбилисского БИН акад. АН ГССР Н. Н. Кецховели, содействовавшему проведению исследования, авторы выражают свою признательность.

ЛИТЕРАТУРА

Беридзе Р. К. (1972). К изучению мейоза и микроспорогенеза у *Veronica gentianoides*. Бот. ж., 57, 12. — Гулисашвили В. З. (1964). Природные зоны и естественноисторические области Кавказа. — Давиташвили Л. Ш. (1968). Вопросы методологии в изучении эволюции органического мира. — Джавахишвили А. Н. (1947). Геоморфологические районы Грузинской ССР. — Завадский К. М. (1968). Вид и видообразование. — Лавренко Е. М. (1953). Об изуче-

нии процесса видообразования в природе. Бот. ж., 38, 6. — Л а в р е н к о Е. М. и Ал. А. Ф е д о р о в. (1970). Состояние и перспективы развития ботанической науки в СССР. Бот. ж., 55, 3. — М ю н т ц и н г А. (1967). Генетика (общая и прикладная). — П о г о с я н А. И., С. Г. Н а р и н я н и В. Я. В о с к а н я н. (1971). Материалы к кариогеографическому изучению флоры массива Арагац. Биол. ж. Армении, 24, 11. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1970). Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее. Бот. ж., 55, 3. — Т и м о ф е е в - Р е с о в с к и й Н. В., Н. Н. В о р о н ц о в и А. Я. Я б л о к о в. (1969). Краткий очерк теории эволюции. — Т у м а д ж а н о в И. И. и Р. К. Б е р и д з е. (1969). О видообразовании в ряде *Gentianoides* Boriss. рода *Veronica* L. Бот. ж., 54, 11. — Э р л и х П. и Р. Х о л м. (1966). Процесс эволюции. — C l a u s e n J., D. K e c k a. W. H i e s e y. (1940—1945). Experimental studies in the nature of species. 1a, 2. — C o r r e n s C. (1923). Long und kurzgrifflige Sippen bei *Veronica gentianoides*. Biologisches Zentralblat, B., 43-H, 1. — E h r e n d o r f e r F. (1962). Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der Mitteleuropäischen Flora und Vegetation. Ber. Dtsch. Ges., 75. — E h r e n d o r f e r F. (1971). Evolution and ecogeographical differentiation in some South-West Asiatic *Rubiaceae*. Pl. life of S. W. Asia.— F a v a r g e r C. (1961). Sur l'emploi des nombres de chromosomiques en geographie botanique historique. Ber. geobot. Forsch. Inst. Rübel, 32. — F o r d E. B. (1940). Polymorphism and taxonomy. In the Haxley «New systematics». — G u i n o c h e t M. (1938). Etude sur la vegetation de l'etage alpin dans le bassin superieur de la Tinée Alpes maritimes. — G u i n o c h e t M. (1969). Quelques problemes de biosystematique méditerraneenne et alpine. 5. Simposio de Flora Europea. — H u b e r A. (1927). Beiträge zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen in der Gattung *Veronica*. Jahrb. fur Wissenschaft. Botanic. H. 3. — J o n s s K. (1970). Chromosome changes in plants evolution. Taxon, 19, 2. — L e w i s H. (1969). Spetiation. Taxon, 18, 1. — R ö n p p H. (1928). Die Verwandtschafsverhältnisse in der Gattung *Veronica*. Feddes Repert., 50. — S t e b b i n s L. (1970). Biosystematics an avenue towardes understanding evolution. Taxon, 19, 2. — Z a m e l i s A. u. A. M e r d e l i s. (1931). Pseudogamie bei der selbsterilen *Veronica pinnata* L. infolge der Bestäubung mit dem Pollen von *Veronica longifolia* L. Acta Horti Botan. Univers. Latviensis, 3/4.

Институт ботаники
Академии наук Грузинской ССР,
Тбилиси
и
Ботанический институт
Академии наук Армянской ССР,
Ереван.

(Получено 21 III 1972).

SUMMARY

Populations of *Veronica gentianoides* s. l. have been studied along the Minor Caucasus mountains profile from 900 to 3700 m above the sea level. Detailed characteristics of the populations are given. The two main chromosome races with 2n=24 and 2n=48 are discovered, the populations of which are specifically bound to middle-mountain zone and to the upper-alpine zone respectively. In subalps the greatest variety of chromosome races and participation of pentaploids (2n=40) and decaploids (2n=80) in populations have been discovered. The problem of the polyploid increase of the main number (x=12) and of the formation of a younger polyploid row, interlaced into the more ancient one on the basis of initial diploid forms with x=8 is discussed. The dynamics of the complicated polyploid complex of *Veronica gentianoides* and the main evolutional tendencies in the process of its settlement in alpine adaptive zones are considered.

УДК [576.354.4+581.162] : 582.951.6

Р. К. Беридзе

К ИЗУЧЕНИЮ МЕЙОЗА И МИКРОСПОРОГЕНЕЗА У *VERONICA GENTIANOIDES* VAHL S. L.

С 2 таблицами рисунков

R. K. BERIDZE. ON THE INVESTIGATION OF MEIOSIS AND MICROSPOROGENESIS IN *VERONICA GENTIANOIDES* VAHL S. L.

В статье излагаются результаты изучения мейоза, микроспорогенеза и развития мужского гаметофита у одного из цитотипов (2n=24) *Veronica gentianoides*. Наряду с нормальным течением мейоза установлены различные нарушения. На основании всех материалов исследования обосновывается вывод о месте данного цитотипа в полиплоидном комплексе *Veronica gentianoides* s. l.

Как показали наши наблюдения (Тумаджанов и Беридзе, 1969), политипическая *Veronica gentianoides* представлена различными цитотипами, составляющими отдельные звенья упорядоченного полиплоидного ряда. Цитологическое изучение этого вида впервые было осуществлено Э. Хубер (Huber, 1927). В ее работе подчеркивалось, что данный вид весьма интересен, и вместе с тем указывалось на трудности в установлении хромосомных чисел ввиду мелких размеров хромосом, плотно прилегающих друг к другу. Хубер располагала всего несколькими растениями в культуре, на которых, как она пишет, «удалось твердо установить в мейозе микроспорогенеза число хромосом n=24».

Хубер отмечала, что изученный ею экземпляр *V. gentianoides* отличался бросающимися в глаза крупными размерами, в то время как другие виды секции *Veronicastrum* представляли собой мелкие растения, как например изученная ею цитологически *Veronica gouanii*, имеющая соматическое число хромосом$\simeq$16.

Одновременно Хубер обращала внимание и на то, что в естественном ареале своего распространения *V. gentianoides* на Кавказе и в Малой Азии обнаруживает значительную изменчивость, есть здесь и карликовые формы. На этом основании было высказано мнение о большом значении дальнейших хромосомных исследований для установления соотношений между карликовыми и гигантскими формами этого вида. Путем сопоставлений с хромосомными числами других видов секции *Veronicastrum* Хубер впервые для *V. gentianoides* указала на основное число x=8.

Исследования многих авторов (Федоров, 1969), неизменно повторяющие диплоидное число 2n=48, окончательно утвердили мнение о гексаплоидности этого вида.

Предположение Хубер о большом значении сравнительного цитологического изучения различных форм *V. gentianoides* полностью оправдало себя лишь в наших исследованиях. В настоящее время мы уже располагаем большим материалом о наибольшем распространении в полиплоидной *V. gentianoides* двух цитотипов с 2n=48 и 2n=24. Растения последнего цитотипа, как установлено ныне (Тумаджанов и др., 1972), господствуют в широколиственно-лесной зоне Кавказа начиная от 200 м над ур. м. в Западной Грузии. Выяснилось также, что именно эта хромосомная раса обнаруживает наибольшую изменчивость и к ней относятся произрастаю-

щие совместно карликовые и крупные растения, причем и те и другие в свою очередь очень изменчивы по целому ряду морфологических признаков. Согласно установленному Хубер основному числу x=8, раса эта, занимающая одно из ведущих мест в полиплоидном комплексе *V. gentianoides* s. l., является триплоидом.

Важность цитоэмбриологического изучения всех членов полиплоидного ряда этого вида для установления их роли в эволюции всей системы в целом несомненна. Так, М. С. Яковлев (1960) привел яркие примеры, свидетельствующие о значении эмбриологических исследований в решении спорных вопросов филогенетических взаимоотношений среди покрытосемянных. В. А. Поддубная-Арнольди (1964) также неоднократно подчеркивала, что данные эмбриологии могут внести много ценного в систематику и филогению отдельных групп высших растений.

Наконец, А. Л. Тахтаджян (1970) отметил, что в биосистематических исследованиях очень важным является изучение мейоза и поведения хромосом в мейозе, позволяющее осуществить цитогенетический анализ объекта, что, со своей стороны, дает возможность ближе подойти к пониманию микроэволюционных процессов в природных популяциях.

Исходя из общих задач комплексного исследования *V. gentianoides* 2n=24, изучение мейоза и микроспорогенеза нами было начато именно с этой хромосомной расы для выяснения истинного ее положения в филогенетическом ряду полиплоидной *Veronica gentianoides* s. l.

Обратимся теперь к результатам нашего исследования. Различные представители рода *Veronica* уже давно являются объектом эмбриологических исследований. Краткие сведения о микроспорогенезе мы находим в работах ряда авторов (Varghese, 1963; Govindappa, 1966; Михайлова, 1966; Мешкова и Антипова, 1966; Афанасьева, 1968; Афанасьева и Антипова, 1968; Tiagi, 1968, и др.). Однако исследования, специально посвященные детальному изучению мейоза, отсутствуют. В свое исследование мы включили изучение всех стадий микроспорогенеза и развития мужского гаметофита.

Материал собирался в 1969—1971 гг. в популяциях *V. gentianoides* 2n=24 в окрестностях Тбилиси (Коджори), а также в Бакурианском районе (Сакочави). Молодые бутоны фиксировались на ранней стадии в соцветиях в смеси Карнуа и по Навашину. Толщина микротомных срезов 10—15 мк, окрашивание железным гематоксилином по Гейденгайну. Применялись также ускоренный ацетокарминовый метод и метод окраски смесью по Геньепену (см. Dillemann, 1950). Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4. Благодаря тому что цветки у *V. gentianoides* возникают в акропетальной последовательности, на препаратах можно было наблюдать все стадии микроспорогенеза и развития мужского гаметофита. Это дало возможность установить причины возникновения стерильной пыльцы у растений данного цитотипа.

Стенка сформированного пыльника состоит из четырех слоев клеток — эпидермиса, эндотеция, среднего слоя и тапетума.

Клетки эпидермиса крупнее клеток остальных трех почти одинаковых по толщине слоев; к концу мейоза микроспороцитов они увеличиваются в размерах и сильно вакуолизируются, а их наружная оболочка заметно утолщается.

Клетки эндотеция вначале мало отличаются от клеток среднего слоя и тапетума, но позднее они увеличиваются в размерах и к моменту созревания гаметофита разрастаются в радиальном направлении. Цитоплазма в них сохраняется, одновременно наблюдается утолщение антиклинальных и внутренних тангентальных оболочек клеток. Эти вторичные утолщения оболочек клеток эндотеция максимального развития достигают к моменту полного созревания пыльцы.

Клетки среднего слоя к началу мейоза микроспороцитов уплощаются, но протопласт в них сохраняется и их можно наблюдать до созревания пыльцы. Когда тапетум полностью исчезает, следы среднего слоя все еще просматриваются. Таким образом, характерной особенностью стенки пыльника *V. gentianoides* является длительное его сохранение. Тапетум представлен одним слоем клеток. Клетки его на ранних стадиях развития спо-

рангия дифференцированы, но к моменту преобразования спорогенных клеток в микроспороциты тапетум выделяется крупными клетками, густой плазмой, увеличенными ядром и ядрышком.

Удвоение ядер в клетках тапетума происходит на начальных этапах профазы мейоза микроспороцитов. Деление ядер в клетках тапетума протекает обычным митозом, клеточная перегородка не образуется, два ядра заключены в одну клетку.

Деление ядер в клетках тапетума с наружной и внутренней сторон гнезда у *Veronica gentianoides* происходит почти синхронно и приурочено, как уже было отмечено, ко времени профазы мейоза в микроспороцитах. После этого митотическая активность клеток тапетума затухает. Ядра в клетках тапетума приходят в тесный контакт, но никогда не сливаются.

Ко времени окончания делений мейоза микроспороцитов связь между клетками тапетума начинает нарушаться. В цитоплазме этих клеток возникают крупные вакуоли и наблюдается выбрасывание ядрышкового вещества как в кариолимфу, так и в цитоплазму, поэтому клетки тапетума в это время имеют более темную окраску.

Когда микроспоры начинают отделяться друг от друга, связь между клетками тапетума совершенно нарушается и начинается резорбция содержимого клеток тапетума. Остатки разрушенных клеток иногда можно наблюдать в полости пыльцевого гнезда, а также в промежутках между микроспорами.

Таким образом, у *V. gentianoides* тапетум секреторного типа, и в течение всего микроспорогенеза его клетки остаются двуядерными.

В сформированном пыльнике спорогенные клетки перед началом мейоза хорошо отличаются от клеток тапетума и клеток стенки микроспорангия, они крупнее, содержат густую плазму, более крупное ядро. Ядра в спорогенных клетках расположены почти всегда в центре, они с одним или реже с двумя ядрышками, причем дополнительное ядрышко всегда мельче основного. Ядрышки в ядрах спорогенных клеток делятся путем почкования. Спорогенные клетки превращаются в микроспороциты, а их ядра переходят к профазе мейоза.

В лептотенной стадии сетчатая структура ядра переходит в состояние отдельных тонких нитей. В зиготенной стадии, когда начинается соединение хромосом в пары, они большей частью собраны на одной стороне ядра. В пахитене хромосомы строго индивидуализированы, и в диакинезе обособляется характерное для данного цитотипа количество бивалентов (табл. рис. I, *1*). Эти биваленты М-I ориентируются в плоскости экватора веретена деления. Со стороны полюса эти биваленты почти совершенно круглые, их всегда 12. Число бивалентов не колеблется, т. е. не обнаружен ни один унивалент (*2*).

В А-I расхождение гомологичных хромосом к противоположным полюсам происходит совершенно равномерно, ни в одном случае не было замечено опережения или отставания бивалентов. В результате правильного расхождения бивалентов в А-I все они попадают в телофазные ядра и после Т-I образуются два гаплоидных ядра в одной клетке (*3*).

Правильно протекает и второе деление мейоза. В А-II одиночные дочерние хромосомы расходятся правильно и продвигаются к полюсам, образуя тетраду микроспор (*4*). Разделение клеток происходит благодаря возникновению на периферии протопласта центростремительно направленных перетяжек, которые, соприкасаясь в центре, делят тетраду микроспор на четыре части (*5*).

Таким образом, для *V. gentianoides* 2n=24 характерен симультанный тип образования микроспор.

В образовавшихся тетрадах микроспоры расположены тетраэдрически или изобилатерально. Оба эти типа расположения микроспор в тетрадах наблюдаются в пределах одного гнезда пыльника (*6*). Надо отметить, что микроспоры, будучи еще в тетрадах, находятся в стадии профазы.

На первых этапах профазы мейоза микроспороциты плотно примыкают друг к другу, в результате чего они имеют угловатые очертания.

Эти клетки отделены друг от друга тонкой оболочкой. Под целлюлозной оболочкой образуется каллоза, которая заполняет образовавшееся пространство между поверхностью протопласта и целлюлозной оболочкой микроспороцита. Толстый каллозный слой хорошо представлен на наших препаратах и хорошо выделяется в полости микроспорангия. Тетрада лежит в этой общей каллозной оболочке, которая вначале не прилегает к ней плотно, но с дальнейшим ростом тетрада заполняет полость и каллозная оболочка, внедряясь между клетками тетрады, изолирует их (*6*). Каллоз-

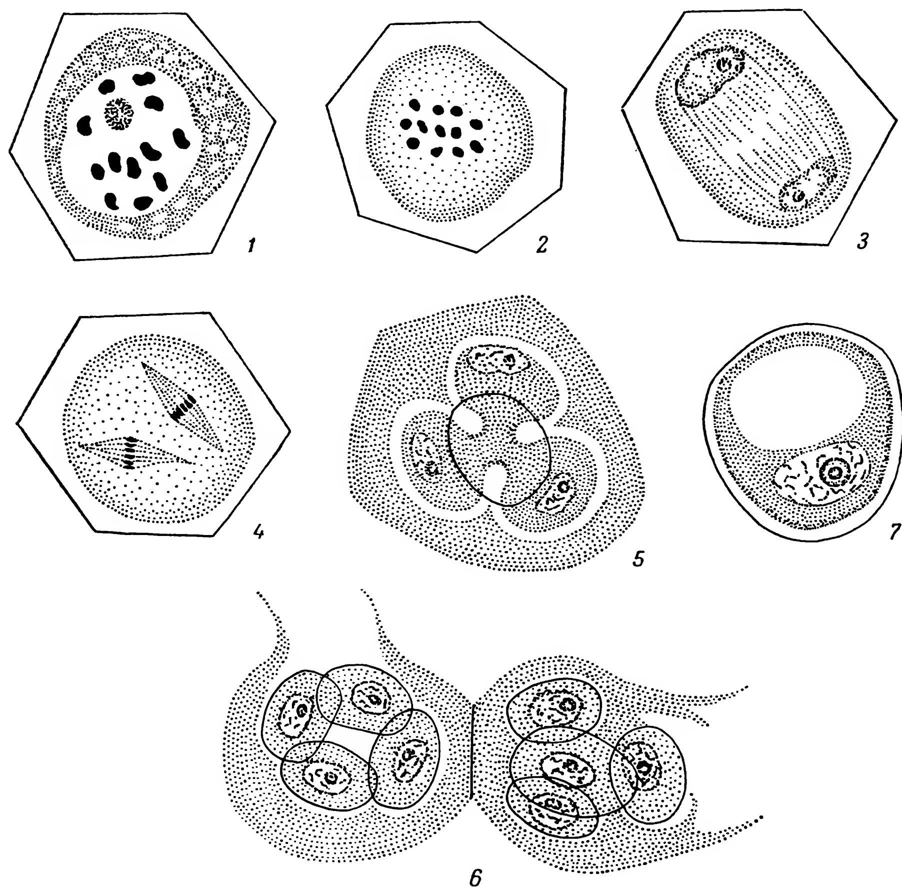


Таблица I

Мейоз и микроспорогенез у *Veronica gentianoides* Vahl. (Увел. 90×10).

1 — диакинез у *Veronica gentianoides* Vahl; *2* — биваленты в экваториальной плоскости, вид с полюса; *3* — окончание первого деления нормального мейоза в материнской клетке микроспоры; *4* — второе деление нормального мейоза; *5* — клетки тетрады микроспор, лежащие в общей каллозной оболочке; *6* — тетрады с изобилатерально и тетраэдрически расположенными микроспорами; *7* — начало деления микроспоры.

ная оболочка сохраняетя долго. При расхождении микроспор каллозная и целлюлозная оболочки постепенно растворяются, и высвободившиеся микроспоры покидают ее. Иногда наблюдаются остатки каллозной оболочки, которые постепенно адсорбируются.

Обособившиеся микроспоры округлой формы, с нитчато-крупнозернистой цитоплазмой, расположенным в центре крупным ядром и сравнительно маленьким, слабо окрашивающимся ядрышком.

Микроспоры быстро увеличиваются в размерах, соответственно увеличивается и их ядро, которое вначале расположено в центре, но в дальнейшем, под давлением растущей вакуоли, смещается к стенке микроспоры (*7*). Вскоре микроспора начинает делиться, митоз протекает нормально. К этому времени микроспора имеет довольно хорошо выраженную экзину.

В микроспорах первое деление проходит в пристенном слое цитоплазмы. Митоз протекает нормально. Надо отметить, что в метафазе хромосомы расположены по всей кариолимфе, анафазные группы хромосом почти не отличаются друг от друга, но образовавшиеся после телофазы клетки уже различаются по размерам. Так образуется двухклеточный мужской гаметофит, который состоит из более крупной, располагающейся ближе к центру — вегетативной, и меньшей — генеративной клеток (табл. II, *8*).

Генеративная клетка, окруженная хорошо заметным слоем цитоплазмы, вначале плотно прилегает к оболочке пыльцевого зерна. Затем она начинает двигаться внутрь, занимает более центральное положение и еще раз начинает делиться.

Деление генеративной клетки происходит довольно быстро и очень поздно, буквально перед высыпанием пыльцы, что, по нашему мнению, и послужило причиной того, что некоторые исследователи (Schnarf, 1931; Руденко, 1956; Varghese, 1963; Govindappa, 1966) считают мужской гаметофит у растений этого рода двухклеточным; мы наблюдали все стадии деления этой клетки (*9*).

Таким образом, зрелые пыльцевые зерна у *V. gentianoides* трехклеточные — с вегетативной клеткой и двумя спермиями. Последние большей частью серповидные, хотя попадаются, в зависимости от стадии развития, округлые и удлиненные. Вокруг ядер спермиев замечается более светлая зона (ореол), отличающаяся от плазмы вегетативной клетки.

Вначале ядро вегетативной клетки хорошо красится как гематоксилином, так и ацетокармином. Оно имеет округлую форму и довольно крупное ядрышко. В последующем оно начинает менять форму, красится очень слабо, принимает неправильные очертания и в готовом пыльцевом зерне имеет амебовидную форму.

Надо отметить, что у изученных типов *V. gentianoides* 2n=24 с уравновешенным мейозом деление генеративной клетки, так же как и ядер микроспор в пределах одного пыльника, происходит совершенно синхронно.

Пыльцевое зерно трехбороздно-трехпоровое, с мелкобугорчатой экзиной, с меридионально расположенными бороздами. Размер пыльцевого зерна варьирует (14—16 мк). Фертильность пыльцы, как отмечено выше, достигает 98%.

Помимо описанного нормального течения мейоза нами обнаружены и значительные мейотические нарушения, приводящие к разной степени стерильности пыльцы. Были изучены образцы других морфобиологических групп из различных географических пунктов, у которых наблюдалась различная степень нарушения мейотического деления. Вкратце коснемся только некоторых вариантов этих аномалий.

Общей характерной чертой наибольших нарушений являетя крайняя асинхронность протекания мейоза, даже в пределах одного и того же гнезда пыльника. Видимые неправильности в течение мейоза наблюдались с ранней профазы (*10*).

В метафазе в большинстве случаев хромосомы разбросаны по всей клетке, иногда заметны довольно крупные скопления хромосом, в которых трудно определить их количество.

Картина еще более осложняется тем, что отдельные хромосомы или группы хромосом при рассмотрении клетки как с экватора, так и с полюса плохо различимы; трудно сказать, представлены ли они унивалентами или бивалентами или же эти группы образованы более чем двумя хромосомами (*11*, *12*).

В A-I аномалии мейоза усугубляются вследствие случайного распределения хромосом между полюсами, их отставания или опережения. Таким образом, в результате нарушения правильного расхождения хромосом в анафазе не все хромосомы включаются в телофазные ядра. Нарушения в расхождении хромосом продолжаются и во втором делении мейоза. Надо отметить, что аномалии, замеченные во втором делении, почти такого же характера, как и в первом делении.

Вследствие нарушения правильности расхождения хромосом в обоих делениях мейоза возникшие четырехъядерные клетки помимо разнокачественных по количеству хромосом ядер содержат и микроядра. Мелкие из этих микроядер сохраняются в микроспорах лишь в виде темных комочков (*13*).

Несмотря на аномалии, наблюдающиеся в ходе мейоза, деление микроспороцитов доходит до конца и образуются лишь в разной степени аномальные тетрады. Ни в одном случае не было отмечено возникновения диад или полиад.

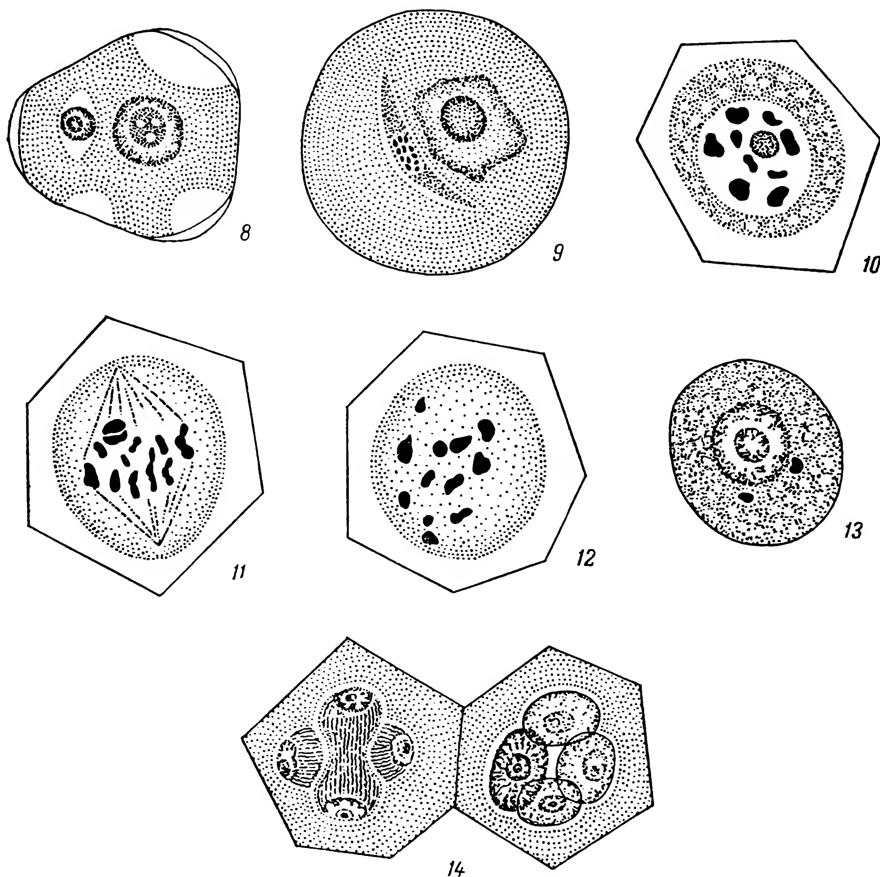


Таблица II

Мейоз и микроспорогенез у *Veronica gentianoides* Vahl. (Увел. 90×10).

8 — двухклеточный мужской гаметофит; *9* — деления генеративной клетки в пыльцевом зерне; *10*, *11*, *12* — разные стадии первого деления аномального мейоза в материнской клетке микроспоры; *13* — микроспора с микроядрами, сохранившимися в виде темных комочков; *14* — потемневшая цитоплазма всей тетрады и одной микроспоры.

Аномалии в дальнейшем ходе микроспорогенеза выражались в потемнении цитоплазмы тетрад как у отдельных не обособившихся еще микроспор, так и у всей тетрады в целом (*14*). В последнем случае вслед за обособлением микроспор наступает их быстрая деградация. Ядра сильно окрашиваются гематоксилином, цитоплазма становится густозернистой, и постепенно содержимое клетки превращается в темную массу. Черная плотная полоса таких микроспор заполняет полость микроспорангия. Таких пыльников немного в пределах соцветия, но у некоторых форм наблюдается развитие только таких пыльников, что приводит к абсолютной стерильности пыльцы.

Наряду с резкими нарушениями и описанным выше правильным течением мейоза обнаружены также различные варианты менее значительных отклонений. Наблюдались случаи, когда в M-I в экваториальной плоскости наряду с 12 было 11, 13 и реже 14 хромосом. Это наводит на мысль,

что среди них есть униваленты или триваленты, о чем свидетельствует отставание 1—2 хромосом в анафазе.

Второе деление мейоза носит более уравновешенный характер. Надо отметить, что видимые аномалии в некоторых случаях обнаруживаются на более поздних стадиях микроспорогенеза, например после обособления микроспор из тетрад или же на различных стадиях развития мужского гаметофита.

В прямой зависимости от степени нарушения микроспорогенеза находится и степень стерильности пыльцы. Кроме того, у таких форм пыльца неоднородна, встречаются крупные, средние и мелкие пыльцевые зерна. Наблюдаются хорошо выполненные, а также слабо выполненные и совсем пустые (щуплые) пыльцевые зерна. Дегенерация пыльцевых зерен начинается на разных стадиях их развития.

Нормальные пыльцевые зерна в отдельных случаях обладают заметными ядрами, а некоторые из них имеют меньшие по величине ядра, что, очевидно, указывает на возможную недостаточность хроматинового материала. В этой связи нельзя не коснуться вопроса об апомиктическом способе воспроизведения у растений, который, как известно, сопровождается нарушениями мейоза и ненормальностями в развитии пыльцевых зерен. Это особенно характерно для некоторых членов полиплоидных рядов и свойственно также представителям рода *Veronica*, у некоторых видов последнего С. С. Хохловым и М. И. Зайцевой (1971) обнаружено до 40% дефективной пыльцы, на основании чего авторы предполагают возможность явления апомиксиса у этого рода. Но существуют и прямые доказательства наличия апомиксиса у видов *Veronica*, а именно псевдогамии, впервые описанной на основании эксперимента для *Veronica pinnata* Замелисом и Мерделисом (Zamelis u. Merdelis, 1931). Названные авторы приходят к выводу, что псевдогамия у изучавшейся ими *V. pinnata* дает основание предполагать, что таковая может иметь общее значение в эволюции и других видов этого рода.

Как известно, псевдогамия представляет собой промежуточное явление между половым процессом и типичным апомиксисом, и поэтому ее часто относят к ложному апомиксису. При псевдогамии необходимо опыление для стимуляции развития неоплодотворенной яйцеклетки с одновременным оплодотворением центрального ядра.

Нами были поставлены массовые опыты по опылению кастрированных цветков растений различных морфобиологических групп *V. gentianoides* 2n=24 (до 1000 цветков). Не вдаваясь в детали этого вопроса, представляющего предмет специального исследования, ограничимся указанием на то, что во всех случаях опыления пыльцой видов другой секции (*Chamaedrys*) завязывание плодов (коробочек) затухало на ранней стадии, а в случаях опыления пыльцой других хромосомных рас (2n=48 и 2n=64) того же вида коробочки, наоборот, развивались нормально. В ряде случаев развитие коробочек шло очень бурно и в более короткие сроки по сравнению с контрольным опылением своей пыльцой. Однако в зрелых коробочках все семена оказались недоразвитыми и щуплыми.

Сообщенные нами данные могут служить косвенным основанием для суждения, что в популяциях *Veronica gentianoides* 2n=24 наряду с половым воспроизведением и скрещиванием между внутрипопуляционными группами существует и частичный апомиксис, по-видимому, в разной степени свойственный различным биологическим группам.

Как известно, изучение полиплоидии дает все больше материалов относительно распространения триплоидных форм. Так, П. А. Баранов и Т. С. Матвеева (1962) отмечают, что на уровне триплоидии организм уже обладает в полной или в значительной мере положительным эффектом полиплоидии и вместе с тем в наименьшей степени ее отрицательными проявлениями.

В литературе имеется немало данных, свидетельствующих также о том, что половое размножение триплоидов может играть важную роль в цитологической эволюции полиплоидных рядов (Czapik, 1967). Подобные выводы

в отношении триплоидов не являются исключением, и, как отметил Мюнтцинг (1969 г.), если геномы у них гомологичны или частично гомологичны, что может привести к образованию бивалентов в мейозе, то такой триплоид окажется вполне плодовитым. Представленный нами материал может служить одним из подобных примеров. Он свидетельствует также о том, что в полиплоидных рядах отдельные хромосомные расы, в которых мейоз совершается нормально и плодовитость высока (как это было показано выше для *Veronica gentianoides* 2n=24), функционально ведут себя как диплоиды.

В связи с этим неизбежно напрашивается и другой вывод, а именно, что наряду с установленным Хубер (Huber, 1927) основным числом x=8 здесь имеет место переход на новое, более высокое, основное число x=12.

Наше исследование мейоза и микроспорогенеза подкрепляет уже сделанный вывод (Тумаджанов и др., 1972) о тенденции полиплоидной *Veronica gentianoides* s. l. к образованию второго полиплоидного ряда на основе x-12 с широко распространенными тетраплоидами (2n=48) и более редкими гексаплоидами (2n=72), обнаруженными на Большом Кавказе. Однако следует подчеркнуть различное проявление этого процесса и наличие в популяциях *Veronica gentianoides* 2n=24, наряду с полностью сбалансированными, уравновешенными морфобиологическими типами, также несбалансированных, очевидно в значительной степени связанных с неполной гомологичностью геномов гибридных триплоидных организмов.

ЛИТЕРАТУРА

А ф а н а с ь е в а Н. Г. (1968). Сравнительно-эмбриологическое изучение микроспорогенеза и мужского гаметофита рода *Veronica* L. Сб. кратк. сообщ., 1, Казань. — А ф а н а с ь е в а Н. Г., С. М. А н т и п о в а. (1968). К эмбриологии вероники Баумгартена *Veronica baumgartenii* Roem. Сб. крат. сообщ., 1, Казань. — Б а р а н о в П. А. и Т. С. М а т в е е в а. (1962). Значение полиплоидии в экспериментальной ботанике. Полиплоидия у растений. Тр. совещания по полиплоидии у растений. — М е ш к о в а Л. З., С. М. А н т и п о в а. (1966). Цитоэмбриологическое исследование вероники сибирской *Veronica sibirica* L. Сб. аспирантских работ. Ест. науки, 1. Казань. — М и х а й л о в а Е. И. (1966). К эмбриологии вероники линдлеана *Veronica lindleyana* (Wahl) Wettst. Сб. аспирантских работ. Ест. науки, 1, Казань. — П о д д у б н а я - А р н о л ь д и В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Р у д е н к о Ф. Е. (1956). Выращивание пыльцевых трубок у покрытосеменных для изучения сперматогенезиса. Научн. зап. Ужгор. унив., 17. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1970). Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее. Бот. ж., 55, 3. — Т у м а д ж а н о в И. И. и Р. К. Б е р и д з е. (1969). О видообразовании в ряде *Gentianoides* Boriss. рода *Veronica* L. Бот. ж., 54. 11. — Т у м а д ж а н о в И. И., Р. К. Б е р и д з е и А. И. П о г о с я н. (1972). Опыт анализа популяций *Veronica gentianoides* по профилю гор Малого Кавказа. Бот. ж., 57, 12. — Ф е д о р о в Ан. А. (1969). Хромосомные числа цветковых растений. — Х о х л о в С. С. и М. И. З а й ц е в а. (1971). Опыт определения количества апомиктичных видов во флоре окрестностей Саратова антморфологическим методом. В сб.: Апомиксис и цитоэмбриология растений, 2. — Я к о в л е в М. С. (1960). Эмбриогенез и его значение для филогении растений. Комаровские чтения, 13. — C z a p i k R. (1967). Problem of cytological differentiation with in wild population of *Ornithogalum umbellatum* L. Genetica Polonica, 8, 3—4. — D i l l e m a n n G. (1950). Lexamen du pollen et la reconnaissance des hybrides naturels. Bull. de la Soc. Bot. de France, 6. — G o v i n d a p p a D. Arekal. (1966). Embryology of *Veronica serpyllifolia* L. Proc. Ind. Ac. Sci., 64, 5, s. B, 5. — H u b e r E. (1927). Beiträge zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen in der Gattung *Veronica*. Jahrb. Wissenschaft. Botanic., 3. — S c h n a r f K. (1929). Embryologie der Angiospermen. — T i a g i J. D. (1968). A contribution to the Embryology of *Veronica longifolia* L. Ac. Bot. Ac. Sci. Hung., 14, 1—2. — V a r g h e s e T. M. (1963). Studies in the family *Scrophulariaceae*. 1. A contribution to the Embryology of *Veronica agrestis* L. Proc. Ind. Ac. Sci., 58, s. B, 6. — Z a m e l i s A. u. A. M e r d e l i s. (1931). Pseudogamie bei der selbsterilen *Veronica pinnata* L. infolge der Bestäubung mit dem Pollen von *Veronica longifolia* L. Acta Horti Botan. Univers. Latviensis, 3/4.

Институт ботаники
Академии наук Грузинской ССР,
Тбилиси.

(Получено 27 III 1972).

SUMMARY

The article presents the results of studying meiosis, microsporogenesis and development of male gametophyte in one of the cytotypes of *Veronica gentianoides* with 2n=24. The normal course of meiosis and high pollen fertility for certain morphobiological groups of the given cytotype populations are stated. Along with this significant disturbances of meiosis and high percentage of steril pollen in plants of other morphobiological groups were noticed. The question of polyploid increase (x=12) of the main number and the distribution of this cytotype in the place of ancient diploid forms with x=8 in polyploid complex of *Veronica gentianoides* s. l. is discussed.

УДК 581.524.44 : 551.42 (474.2)

Х.-Э. А. Ребассоо

ФОРМИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА МОРСКИХ ОСТРОВКОВ ЗАПАДНОЙ ЭСТОНИИ

H.-E. A. REBASSOO. FORMATION OF THE PLANT COVER ON THE MARINE ISLETS OF WESTERN ESTONIA

В статье рассматривается формирование растительного покрова морских островков западной Эстонии и анализируются факторы, от которых зависит развитие растительности на них (неотектоническое поднятие земной коры, географическое расположение островков, климатические условия, экологические факторы, прежде всего салинность, влияние птичьих колоний и миграций, деятельность человека и т. п.). Особое внимание обращается на вопросы охраны природы островков — их флоры и растительных сообществ.

Морские островки (по-эстонски «laiud», лайды) Западной Эстонии являются сравнительно молодыми образованиями: возраст самых старых из них достигает 2000—3000 лет (например, островки у юго-восточной части о. Хийумаа — Саарнаки и др.), а самых молодых — несколько десятилетий (многие островки во всех частях Эстонии). Их формирование началось после последнего оледенения, в III—VI стадиях Лимневого моря (Kessol, 1961). Поднятие земной коры в западных частях Эстонии достигает в настоящее время 3—3.5 мм/год (Želnin, 1958), и, по геологическим данным, является постоянным уже в течение последних 2000 лет. Таким образом, поднятие новых территорий и их освобождение из-под воды происходит весьма быстро. Первоначально островки (их общее число в Эстонии около 1000) поднимаются из моря в виде больших валунов, на которые постепенно наносится более мелкий материал — галька, гравий, песок, глина. Такой маленький островок еще подвержен постепенному влиянию моря и ветра: при сильном волнении он скрывается под водой и только при низководьи снова появляются его наивысшие части. Форма островка в частях, подверженных прямому действию моря и ветра, постоянно меняется в зависимости от направлений ветра, морских течений и уровня воды. Большое влияние оказывают также окружающий грунт и материал, который приносит море из других мест. Большинство наших морских островков состоит из конечной или основной рихковой морены; на некоторых островках обнажается известняковый грунт в виде пластинок.

Самые большие островки имеют площадь 4 км², самые маленькие не превышают нескольких квадратных метров; высота самых старых — 10—15 м, чаще — только 0.5—4.5 м. Наиболее крупные сложены из более разнородного материала, так как в разное время факторы формирования их были различны. Почвы островков примитивные, галофильно-приморские, с еще недоразвитыми профилями (Sepp, 1966); в наивысших частях островков чаще встречаются маломощные дерново-карбонатные и заболоченные (глеевые или выщелоченные) дерновые почвы.

Растительность островков формируется под влиянием двух важных факторов — времени и случайности. На формирование растительного покрова островков прямо влияют: неотектоническое поднятие земной коры, географическое расположение островка, его величина (площадь),

высота (возраст), море, ветер, морские птицы, звери и выпасаемый скот, а также человек. При этом очень важным моментом является географическое расположение островка. Установлено, что флора самых отдаленных из них является часто (при одной и той же площади и том же возрасте) более богатой, чем флора островков, расположенных вблизи материка. Это в первую очередь объясняется тем, что морские островки открыты прямому действию морских течений и ветра, способствующих миграции диаспор растений с разных направлений. У так называемых материковых островков (расположенных ближе к материку) формирование флоры происходит более постепенно (но не всегда более медленно): волнение и ветер здесь наименьшие и основной базой расселения растительных видов является прежде всего ближайшая материковая часть. К пришедшим с материка растениям всегда добавляется ряд видов, дополнительно попадающих на островок при помощи морской воды, ветра, морских птиц или человека.

В Эстонии нет ни одной пары островков с одинаковой растительностью. Различия проявляются в общем числе и составе видов, в их размещении и участии в сложении сообществ или фрагментов растительного покрова. По данным Шафера (1956), на вновь образовавшийся островок первыми попадают растения-анемохоры, затем талассохоры, за ними орнитохоры и антропохоры. На морские островки первыми приплывают обычно талассохоры, *Glaux maritima*, *Juncus gerardii*, *Triglochin maritima*, *Puccinellia maritima* (или *P. distans*, *P. capillaris*), *Tripolium vulgare*. Известную роль играет при этом и относительно низкая соленость окружающего Эстонию моря, не превышающая нескольких промилль. При формировании растительности маленьких (особенно низких) островков большое значение имеют как высота, так и почва островка. Этим объясняется и тот факт, что низкие островки заселяют прежде всего талассохоры. Заселение островков, расположенных далеко в открытом море и состоящих главным образом из больших валунов или обнажений известняка, полностью подчиняется теории Шафера. Многие виды растений, заселяющих островки, обладают не менее как двумя способами распространения зачатков, чаще всего им свойственны талассохория и анемохория. В условиях морской водной среды имеются широкие возможности для формирования флоры (Rebassoo, 1967).

В дальнейшем развитии растительного покрова на молодом острове большую роль играют особенности грунта и почвы. Если грунтом служит сплошной известняк, галька или крупные камни — валуны, которые дополнительно приносятся на островок морем и льдом и где отсутствуют наиболее мелкие частицы песка или глины, то такой островок как место произрастания является очень неподходящим для растений и заселение его продолжается часто очень долгое время (особенно в северной Эстонии).

Формирование растительного покрова очень варьирует в зависимости от размеров, геоморфологического строения островка и хода почвообразования на нем. Проявляется общее правило, по которому при наибольшей площади островка и число видов на нем наибольшее (Palmgren, 1925). Статистика показывает, что в западной Эстонии на островках площадью до 0.1 га встречается от 2 до 11 видов, на островках площадью 0.1—0.5 га — до 20 видов, от 0.5 до 2 га — до 68 видов, а на крупных островах свыше 600 га — до 427 видов растений. От этого общего правила имеются большие отклонения и, например, в группу островков площадью 0.5—2 га входит самый западный островок Эстонии Ноотамаа, где число видов достигает 116; на островках Папилайд (в Моонзунде, возраст 1650 лет) площадью 2—10 га отмечено 205 видов и на островке Ханикатси (близ юго-восточной части Хиума, возраст примерно 1400 лет) площадью 40—150 га зарегистрировано 400 видов растений. При этом только на о. Ханикатси (площадь 130 га, наивысшая точка ~5 м) растет свыше $^1/_4$ всех видов природной флоры Эстонии, в том числе 13 древесных и 15 кустарниковых пород (Rebassoo, 1970).

Развитие растительности островков идет этапами: целый ряд видов может первоначально иммигрировать на островок, но после определенного

времени исчезнуть. Часто это зависит от экстремных климатических условий, например от чрезмерной засухи и сильных штормов, интенсивной деятельности водяных крыс (в некоторые годы они тысячами могут появиться на одном островке). Особенно нестабильны однолетние виды, для которых маленькие островки часто оказываются неблагоприятными для дальнейшего произрастания, так как не обеспечено прохождение их полного жизненного цикла. Поэтому некоторые виды могут исчезнуть окончательно, но часто исчезнувшие растения иммигрируют снова на другие островки и удерживаются в составе их флоры.

Роль гнездящихся и мигрирующих морских и прибрежных (а также и других) птиц в формировании флоры и растительного покрова островков огромна, особенно там, где птицы гнездятся большими колониями. Для морских островков Западной Эстонии особенно характерны большие колонии чаек: обыкновенной, сизой и серебристой, а также разных утиных пород и гаги. Все эти птицы распространяют семена (или другие диаспоры) растений и таким образом принимают участие в формировании растительного покрова островков. Чайки переносят в своем пищеварительном тракте главным образом семена рудеральных растений (*Capsella bursa-pastoris*, *Thlaspi arvense*, *Stellaria media*, *Poa compressa*, *Linaria vulgaris*, *Descurainia sophia* и др.), а также семена злаковых культур (ячменя, ржи и овса). Осенью 1960 г. нами были найдены на Вайкаских островках (у северо-западного побережья о. Сарема) даже созревшие экземпляры ржи и ячменя. Всходы или ювенильные растения озимых культур обнаруживаются каждый год на многих островках с колониями чаек. Роль птиц является главной при распространении ягодных, а также ряда других растений, видов *Rosa*, *Malus sylvestris*, *Ribes alpinum*, *Rhamnus cathartica*, *Frangula alnus*, *Viburnum opulus*, *Rubus caesius* и *R. saxatilis*, *Sorbus aucuparia*, реже *Juniperus communis*, *Solanum dulcamara* и *S. nigrum*, а также *Lotus corniculatus*, *Vicia cracca*, видов *Trifolium*, *Medicago lupulina*, видов *Melilotus* и многих других.

На 43 островках Матсалуского заповедника обнаружено 452 вида высших растений, среди них 336 эндо-, 32 эпи- и 81 синорнитохоров. Такая же картина наблюдается и на всех островках западной Эстонии.

Первыми ягодными растениями на Матсалуских островках появляются *Fragaria vesca* или *F. viridis* и *Rubus caesius* (на 150—200-летних островках); первые древесные ягодные растения появляются только на островках, имеющих возраст 250—300 лет. Число ягодных растений показывает относительную стабилизацию на островках площадью ~50 га, а у древесных ягодных растений — на островках площадью 10—15 га. Доминируют плоды с красноватой и оранжевой окраской (22 из 35). Наиболее распространенными ягодными растениями являются *Rubus caesius*, *Fragaria viridis*, *Rosa afzeliana* и *Juniperus communis*; они являются и первыми древесными ягодными растениями на островках.

На более старых островках прирост числа видов замедляется, все более сказывается влияние всего комплекса фитогеографических и фитоценотических факторов.

Птиц-распространителей в Эстонии можно насчитать до 160 видов. Наибольшее число распространителей известно для видов растений, обладающих обширным ареалом, особенно для водных и приморских видов; особенно успешно распространяются птицами осоки (их семена переносят около 24 видов птиц).

Роль чаек, упомянутая выше, состоит, кроме обогащения видового состава флоры, и в удобрении почвы экскрементами, чем обусловливается образование своеобразных растительных группировок. В больших колониях птиц проявляется и влияние разложения гнездового материала и гибели птенцов, вблизи колонии обыкновенно образуется своеобразная орнитогенная растительность (Бреслина, 1969; Бреслина, Карпович, 1969; Парфентьева, 1969). На самых старых островках влияние птиц на растительный покров является суммарным, а на относительно молодых островках, но уже с некоторой площадью и достаточного возраста (осо-

бенно на островках 0.5—2 га и высотой 1—2 м) оно сильно способствует возникновению мозаичности растительности.

Следующий факт хорошо иллюстрирует большую роль морских птиц: в 1855—1856 гг. было констатировано на трех Вайкаских островках (западная часть Сарема, с 1910 г. птичий заповедник) 27 видов растений, в 1911 г. — 88, а в настоящее время только на одном островке — Алумине Вайка (площадью 2 га, ближайший к о. Вильсанди) — было обнаружено 137 видов (Ребассоо, 1968; Rebassoo, 1969). Таким образом, флора этих 3 островков в течение последних 110 лет обогатилась 110 видами, а за последние 55 лет — 49 видами, т. е. почти каждый год прибавлялся в среднем один новый вид. Географическое расположение Вайкаских островков, вероятно, способствовало более быстрой иммиграции растительных видов.

Случайные виды, обычно с 1—2 местонахождениями, дошли до островков сравнительно поздно и являются и в данное время редкими. По исследованиям в Финляндии (Valovirta, 1937; Palomäki, 1963), число видов на островках до 1 м высоты растет относительно быстрее, чем площадь островка, а на островках высотой 2—4 м площадь и число видов увеличиваются параллельно.

Виды, иммигрировавшие в разное время на островки, также еще не достигли своего максимального предела как в распространении, так и во встречаемости: наиболее поздние виды обычно немногочисленны и часто встречаются единичными или немногими особями или маленькими группами. На островках возрастом 0—50 лет в Финляндии встречается в среднем 6.7 видов, на островках возрастом 50—100 лет — 13, на 500—600-летних — 65.7 видов (Valovirta, 1937). Это показывает, как быстро совершается заселение островков растениями. В западной Эстонии этот процесс идет еще быстрее, под влиянием более благоприятного климата и лучших условий почвы. Увеличение числа видов флоры островков резко замедляется на островках в возрасте 400—600 лет. Для них характерны уже вполне сложившиеся сообщества, в которые могут проникнуть лишь виды с большой конкурентной способностью и широкой экологической амплитудой.

Нельзя не отметить также еще один важный фактор — влияние деятельности человека, особенно сильное в течение последних двух столетий. Это влияние на растительный мир островков заключается: 1) в занесении случайно или преднамеренно диаспор растений, которые, произрастая на подходящей почве, обогащают флору островков; чаще всего такими заносными видами являются сорняки и другие антропофиты, но реже также и виды природной флоры; 2) в установлении соответствующего охранного режима с целью сохранения флоры и растительных сообществ и обеспечении свободного, ненарушаемого развития растительного покрова. В это понятие входит запрещение возведения построек, копания, выжигания, вырубки, сбора растений, пастьбы и т. д. Однако на многих островках Эстонии в настоящее время (не говоря о тех, которые населены человеком) происходит как раз обратное, с каждым годом увеличивается число спортсменов-рыболовов и охотников, туристов и экскурсантов, усилилась разрушающая, уничтожающая деятельность человека. При этом не остаются неприкосновенными и небольшие островки, хотя некоторые факторы пока ограничивают массовое влияние разрушающей деятельности человека. Пребывание людей на островках и их деятельность являются только одной стороной влияния человека на растительный покров. Другая сторона, не менее опасная, это нарушение биологического равновесия всей природы при массовом выпасе скота. Пастьба отрицательно влияет на первобытную природу островков, даже при исключении всякого иного человеческого влияния; многие виды, входящие в состав местной флоры, являются гемерофобами и исчезают при малейшем влиянии стравливания.

Если развитие растительности островков происходит без вмешательства человека, то первыми поселенцами на 99% островов западной Эстонии являются галофиты *Juncus gerardii* и *Glaux maritima*.

Однако в разных частях Эстонии островки различаются и в отношении пионерных видов, так, например, на островках в окрестности о. Вормси

наибольшую встречаемость и обилие имеют *Phragmites communis*, *Bolboschoenus maritimus* и *Eleocharis uniglumis*, на островках южного побережья о. Сарема — главным образом *Phragmites communis*, на островках западного побережья материка — *Bolboschoenus maritimus* и *Schoenoplectus tabernaemontanii*. На островках в некоторых других частях республики вышеупомянутые виды отсутствуют, но зато встречаются *Tripolium vulgare* или *Triglochin maritima*. На более высоких местоположениях, на границе супрасалинного и салинного пояса (Brenner, 1921) обильно растут или *Festuca rubra* и *F. arundinacea*, или *Agrostis stolonifera*, *Agropyron repens*. На Вайкаских островках — все виды *Artemisia*, встречающиеся в Эстонии (*A. vulgaris*, *A. campestris*, *A. rupestris*, *A. absinthium* и *A. maritima*), а также часто бывают обильны *Lepidium latifolium* вместе с *Valeriana officinalis*. Флористические различия этого пояса зависят главным образом от географического расположения островка и от почвы. *Juncus gerardii* и *Glaux maritima* растут на островках с глинистой почвой или на супесях (наряду с *Plantago maritima*, *Triglochin maritima*, *Tripolium vulgare*, *Phragmites communis*, *Spergularia marina* и *Eleocharis uniglumis*). В субсалинном и салинном поясах на островках с песчаной почвой пионерами являются *Cakile maritima*, *Honckenya peploides*, виды *Puccinellia*, *Elymus arenarius* (на островках северной Эстонии также *Lathyrus maritimus*). Субсалинный пояс на низких островках обнажается только при низком уровне воды, так что салинный пояс, всегда подчиненный прямому действию морской воды, является главным местопроизрастанием галофитов. На таких маленьких островках отсутствуют еще растительные сообщества, часто встречаются только фрагменты галофильных сообществ или более или менее определенные сукцессионные стадии развития растительного покрова.

Имеется целый ряд видов, местопроизрастанием и нахождением которых являются только или главным образом островки Эстонии, это виды, граница ареалов которых проходит через островки, а также реликты, или новые формы видов,[1] являющиеся редкими или даже специфичными на островках. Наши островки часто являются промежуточным звеном в ходе распространения видов, но и своеобразная климатически-эдафическая среда островков способствует миграции одних растений и в то же время препятствует миграции других видов, являясь для них барьером. Несомненно, многие виды в ходе своего филогенеза образуют своеобразные экологические формы или расы, которые в Эстонии до сих пор еще недостаточно изучены. Из «островных» видов можно назвать, например, *Tetragonolobus siliquosus*, *Myosotis baltica*, *Lepidium latifolium*, *Carex distans*, *Ostericum palustre*, *Geranium lucidum*, *Lathyrus maritimus*, *Melilotus altissimus*. На островках встречается сравнительно много редких растений, которые в других частях республики являются обыкновенными. Причиной редкой встречаемости таких видов является в основном большая роль случайности в распространении видов (Palmgren, 1925; Luther, 1961; Palomäki, 1963). Поэтому часто территории двух островков с одинаковым генезисом, близких по размерам и почвенному покрову, населяют различные виды.

На морских островках Эстонии растет целый ряд охраняемых в республике растений: *Cephalanthera rubra*, *Cochlearia danica*, *Artemisia maritima*, *Orchis morio*, *Lathyrus maritimus*, *Elisanthe viscosa*, *Samolus valerandi*, *Malus sylvestris* и *Daphne mezereum*. На западной границе своего ареала на островках произрастают *Astragalus danicus*, *Anemone sylvestris*, *Veronica teucrium*, *Scutellaria hastifolia* и *Senecio campestris*.

Соответственно поднятию земной коры и освобождению от воды новых территорий на поверхности моря начинает формироваться растительный покров островков, в образовании которого, как упомянуто уже выше, в зависимости от почвы, большую роль играют сообщества Tripolium vulgare,

---

[1] Только что освободившаяся из моря территория может служить базой для образования или расселения филогенетически молодых, в частности апомиктических видов (виды *Taraxacum*, *Hieracium* и др.).

уменьшается до минимума. На супралиторали и супрамарине островков растут различные кустарники: *Juniperus communis*, *Rosa afzeliana*, *R. canina*, *Ribes alpinum*, иногда *Rhamnus cathartica*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Cornus sanguinea*. На наиболее поздних стадиях развития растительности на островках слагаются наилучшие условия для развития почвы соответственно накоплению более мелкого почвенного материала, разложению растительных и животных остатков, а тем самым создаются необходимые условия для развития замкнутых, устойчивых растительных сообществ, — формируются серии первичных альварных зарослей можжевельника, лугов, лесолугов и болот. На границе влияния пресной и соленой воды, где накопляется разлагающийся фукус, формируются очень своеобразные сообщества нитрофилов с пестрым видовым составом, например с участием *Urtica dioica*, *Galeopsis ladanum*, *G. bifida*, *Atriplex hastata*, *A. litoralis*, *Anthriscus sylvestris*, *Tussilago farfara*, *Agropyron repens*, *Viola tricolor*, *Tripleurospermum maritimum* и др.

В случаях наиболее развитого растительного покрова островков встречаются лесные сообщества (альварные или широколиственные леса) или кустарники (можжевельник, *Ribes alpinum*), мозаичность же выражается главным образом в наиболее близких к побережью частях супрасалинного пояса. Если в зарослях можжевельника еще можно обнаружить фрагменты некоторых природных травянистых сообществ альваров, то в лесных сообществах на островках формируются уже вполне определенные и единственные в своем роде растительные группировки. Мозаичность в этих случаях бывает сравнительно слабо выражена и видовой состав экологически наиболее однороден. Если на таких островках ход развития растительного покрова направляется какими-то внешними факторами в какое-то другое, совсем особое направление, то такие сообщества (хотя бы на некоторых островках, могут развиваться до очень стабильных сообществ, вплоть до климаксовой стадии.

В альварных зарослях можжевельника, на лугах и лесолугах островков важное значение имеют сообщества Galium verum—Thymus serpyllum — Sedum acre; Primula farinosa (или P. veris) — Sesleria coerulea; Arrhenatherum elatius—Carex nigra — Carex panicea; Scorzonera humilis — Sesleria coerulea; Filipendula hexapetala—Sesleria coerulea; Filipendula hexapetala—Trifolium montanum (иногда Astragalus danicus); Geranium sanguineum—Helictotrichon pratense; Anthyllis vulneraria — Sesleria coerulea; Filipendula hexapetala — Helictotrichon pratensis, Hierochloë odorata и другие сообщества. На заболоченных пятнах преобладают сообщества Carex lasiocarpa или C. disticha. На более старых островках бывают сформированы почти непроходимые заросли, образованные *Juniperus communis*, *Ribes alpinum*, *Cornus sanguinea*, в которых можно встретить и все эстонские виды рода *Rosa*, *Corylus avellana*, *Viburnum opulus*, *Lonicera xylosteum*, *Rhamnus cathartica*. На самых больших (старых) островках западной Эстонии, как уже было сказано, встречается лес, который может быть первичным, например широколиственный лес Quercus robur — Tilia cordata — Acer platanoides на островке Ханикатси вблизи о. Хиума (возраст острова около 1400 лет), или, в большинстве случаях, вторичным, каковы, в частности, сосняки с широколиственными элементами на о. Вильсанди (вблизи о. Сарема) и на островке Хейнлайд (у юго-восточной части о. Хиума), осинник на островке Кыверлайд (вблизи о. Хиума) или сухие боры на некоторых островках северной Эстонии. При высоком уровне грунтовых вод встречается болотистый ивняк (на островке Вареселайд, близ юго-восточной части Хиума), заболоченный сероольшанник (на островке Таукси, у западного побережья материка) или березово-черноольшаниково-ясеневый лес (на о. Вильсанди). Из частично уничтоженного человеком широколиственного леса формируется в большинстве случаях богатый видами суходольный лесолуг с сообществом Melampyrum nemorosum (или M. cristatum) — Scorzonera humilis, на котором встречено много орхидных — *Orchis mascula*, *O. militaris*, *O. maculata*, *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *Listera ovata*, *Ophrys insectifera*, *Gymnadenia conopsea* и др.

Из вышеизложенного видно, что западноэстонские морские островки представляют собою своеобразный мир, играющий также роль исторического первоисточника эстонской флоры и природных ландшафтов. Как в Эстонии, так и в других районах Советской Прибалтики островки являются одной из своеобразнейших территорий как в эдафическом и генетическом, так и в ландшафтном отношении, на них растут редкие растения и развиваются редко встречающиеся или вполне своеобразные сообщества. Небольшие сами по себе, но многочисленные островки западной Эстонии представляют собою как бы огромную природную лабораторию, в которой мы можем наблюдать поставленный самой природой эксперимент формирования растительного покрова от самых ранних, младенческих его стадий до наиболее развитых, вполне сложившихся растительных сообществ. На островках развиваются, с одной стороны, молодые, только что формирующиеся, а с другой стороны, — реликтовые растительные сообщества и целые ландшафтные комплексы, сохранение которых, хотя бы частичное, и постоянная охрана их являются в настоящее время крайне небходимыми. Островки у юго-восточной части о. Хиума, взятые в настоящее время под охрану как ландшафтный заказник, с их неповторимо своеобразным растительным покровом, могут служить прекрасным примером бережного отношения к природе.

ЛИТЕРАТУРА

Б р е с л и н а И. П. (1969). Флора и растительность Семи островов и прилегающего побережья Восточного Мурмана. Тр. Кандалакшск. гос. заповедн., VII. — Б р е с л и н а И. П., В. Н. К а р п о в и ч. (1969). Развитие растительности под влиянием жизнедеятельности колониальных птиц. Бот. ж., 54. 5. — П а р ф е н т ь е в а Н. С. (1969). Растительность Айновых островов. Тр. Кандалакшск. гос. заповедн., VII. — Р е б а с с о о Х.-Э. (1968). Динамика растительности некоторых морских островков западной Эстонии в течение последних 30 лет. В сб.: Материалы по динамике растительного покрова. — Р е б а с с о о Х.-Э. А. (1970). Отражение развития и мозаичности растительного покрова в ординации западноэстонских островков. В сб.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. — Ш а ф е р В. (1956). Основы общей географии растений. — B r e n n e r W. (1921). Växtgeografiska studier i Barösunds skärgård. I. Acta Soc. F. Fl. Fenn., 49, 5. — K e s s e l H. (1961). Balti mere arenemisest Eesto NSV territooriumil holotseenis. ENSV Ta Geol. Inst. Uurimused VII. — L u t h e r H. (1961). Veränderungen in der Gefässpflanzenflora der Meeresfelsen von Tvärminne. Acta Bot. Fenn., 62. — P a l m g r e n A. (1925). Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter. Fennica, 46, 2. — P a l o m ä k i M. (1963). Über den Einfluss der Landhebung als ökologischer Faktor in der Flora flacher Inseln. Fennia, 88, 2. — R e b a s s o o H. (1967). Hiiumaa floora ja selle genees. — R e b a s s o o H. (1969). Vaika Riikliku Looduskaitseala ja selle ümbruse laidude floora muutustest ajavahemikul 1935—1960. LUS-i Aastaraamat 60. — R e b a s s o o H. (1970). Milline on laidude taimestik ja kuidas ta kujuneb. Eesti Loodus, XIII, 6. — S e p p U. (1966). Väinamere laidudest. EGS-i Aastaraamat 1964/1965. — Ž e l n i n G. (1958). Maakoore kerkimine Eestis. Eesti Loodus, 1, 5. — V a l o v i r t a E. J. (1937). Untersuchungen über die sekuläre Landhebung als pflanzengeographischer Faktor. Acta Bot. Fenn., 20.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР,
Тарту.

(Получено 12 XI 1971).

S U M M A R Y

The present paper deals with the formation of the plant cover on about 400 marine islets of western Estonia and analyzes the factors on which depends the development of the plant cover on these islets (neotectonic uplift of the earth crust, the geographical position, height, age and area of marine islets, climatic conditions, etc.). Special attention is paid to the ecological factors, such as salinity of sea-water, etc.

The article also discusses the effect of bird colonies (especially the influence of the colonies of the Common Gull and of the Black-headed Gull) on the vegetation, likewise the role of various migratory birds in the dissemination of plants.

Succession stages of the plant cover on the islets are presented; the formation of mosaic vegetation in special coastal belts and zones is treated.

The activities of man on the islets (such as grazing, mowing, problems of residence, vacation, tourism) are touched upon. Problems of nature conservation, protection of the flora and the plant communities on the islets have been dealt with. Part of the marine islets have been placed under nature conservation and constitute nature reserves on account of their peculiar landscape and their specific botanical (phytogeographical) and zoological character.

УДК 581.143.5 : 85

А. Г. Юсуфов

ЦЕЛОСТНОСТЬ И СПОСОБНОСТЬ К РЕГЕНЕРАЦИИ У РАСТЕНИЙ[1]

С 3 рисунками

A. G. YUSUFOV. THE INTEGRITY AND REGENERATIVE ABILITY IN PLANTS

Рассматриваются потенции растений в отношении регенерации и значение целостности организма в их реализации. Данные по культуре изолированных клеток, тканей и органов разных видов растений свидетельствуют о широких регенерационных потенциях растений. Специализация тканей и органов сопровождается снижением их регенеративной активности, хотя и при этом сохраняется наследственная способность к регенерации. Проявление способности к регенерации у разных органов регулируется факторами целостности организма. Автор рассматривает процессы регенерации в связи с вегетативным размножением. Растения, выросшие из черенков, он считает самостоятельными индивидами. Автор приходит к выводу, что клоны не вырождаются в результате старения меристем. Приводятся соображения о причинах длительного существования вегетативно размножающихся растений в природе.

Введение

Явления регенерации имеют непосредственное отношение к проблеме целостности организма (Morgan, 1907; Дриш, 1915; Кренке, 1950; Токин, 1959; Синнот, 1963), одной из центральных проблем современной биологии (Шмальгаузен, 1942; Чайлахян, 1955; Бернет, 1964; Уоддингтон, 1964; Иберт, 1968; Уотермэн, 1968). По Ж. Лёбу, «деятельность организма как целого нигде не проявляется с такой очевидностью, как в явлении регенерации, что только организм как целое подавляет явления регенерации» (1926 : 116).

Морфологи-экспериментаторы в конце XIX и начале XX века ставили задачу исследовать способность к регенерации у растений в зависимости от целостности организма. В дальнейшем такие попытки не получили достаточного экспериментального и теоретического развития, хотя поиски в этом направлении продолжались (Кренке, 1950; Дубровицкая, 1961; Турецкая, 1961; Комиссаров, 1964, и др.). Задача этой статьи — проанализировать общие черты регенерации у цветковых растений и выяснить их связь с целостностью организма.

Проблема целостности организма в последние годы привлекала внимание ряда исследователей (Югай, 1962; Синнот, 1963; Кнорре, 1968; Кастлер, 1968; Короткова, 1968; Эсау, 1969). При определении целостности организма обычно исходят из многих показателей. Для растений, в частности, принимают во внимание организованность (Синнот, 1963), взаимодействие органов в процессе обмена и передвижения веществ, роста и развития (Чайлахян, 1955, 1958), явления корреляции, полярности, симметрии и дифференцировки в онтогенезе (Кренке, 1950; Синнот, 1963; Эсау, 1969). Целостность организма у растений обусловлена контактом клеток (Моди-

[1] Статья написана на основе доклада, сделанного на заседании Дагестанского отделения Всесоюзного ботанического общества 2 XI 1970 г.

левский, 1964) и взаимодействием органов через проводящую систему; в ее поддержании принимают участие вещества гормональной природы. Г. А. Югай (1962) посвятил специальную главу проблеме целостности растительного организма. Основную роль в интеграции организма он приписывает раздражимости.

Все упомянутые выше показатели недостаточно надежны при оценке степени целостности организмов, принадлежащих к разным видам растений. Поэтому ботаники все еще затрудняются ответить на вопрос: у кого индивид более целостен — у *Begonia rex* или *Triticum durum*, *Helianthus annuus* или *Nicotiana tabacum* и т. д. Для ответа на указанный вопрос необходимы анатомические и физиологические исследования сравниваемых видов растений, особенностей взаимодействия их органов. По морфологическим же данным можно лишь более или менее обоснованно полагать, что с переходом от многостебельности к одностебельности, от поликарпии к монокарпии, от многократного чередования вегетативной и репродуктивной фаз в онтогенезе к завершению всего цикла развития в течение одного сезона индивид у растений приобретает более четкие границы и его целостность возрастает. Проблема целостности организма тесно связана с проблемой индивидуальности. Несмотря на достигнутые успехи в изучении этой проблемы, она еще недостаточно разработана применительно к растительному индивидууму (см. например, Гупало, 1969). Подлежит, в частности, конкретизации представление о роли целостности организма в процессах регуляции регенерации.

Потенции растений к регенерации

Под регенерацией растений подразумеваются процессы, ведущие к восстановлению поврежденных участков тела путем новообразования структур и к формированию целого организма из изолированных органов, тканей и клеток (Кренке, 1950; Синнот, 1963; Юсуфов, 1967). Такое толкование регенерации хотя и встречает возражения (Токин, 1959), но остается наиболее распространенным в ботанической литературе. Иногда в зоологических работах термин регенерация трактуется еще шире, охватывая и внутриклеточные процессы (Саркисов, 1970).

Способность к регенерации является выражением потенций живого к размножению. Свойство размножения относится к основным и наиболее примитивным характеристикам организма (Шмальгаузен, 1968 : 87). Регенерация, являясь одним из проявлений способности к бесполому размножению, обеспечивает сохранение жизни организма при нарушении его целостности (Юсуфов, 1969а). Этим объясняется наличие способности к регенерации у самых различных видов растений и животных, что Дриш (1915 : 199) не без основания рассматривал как одно из выражений целесообразности в организации живой природы (вместе с тем его объяснение целесообразности посредством энтелехии, как известно, является идеалистическим). Мнение, которое иногда встречается и сейчас (Смирнов, 1970 : 160), о том, что способность к регенерации больше выражена у низших растений по сравнению с высшими, не согласуется с фактами (Hagemann. 1932; Комиссаров, 1964; Юсуфов, 1967, 1968). Высокая регенеративная активность растений объясняется наличием меристем в разных органах, относительно слабой интеграцией их индивида (по сравнению с животными), метамерностью строения и явлениями циклического омоложения. Сохранение способности к регенерации у всех растений можно объяснить с эволюционной точки зрения (Юсуфов, 1967, 1969б).

Различия в способности к регенерации часто преувеличивают, когда делят растения по степени укореняемости черенков. Неодинаковая укореняемость черенков разных видов и на разных этапах их онтогенеза обусловлена не только наследственными различиями в способности к регенерации, но и другими причинами. К ним относятся условия выращивания и возрастное состояние растений (Кренке, 1950; Дубровицкая. 1961; Турецкая, 1961; Комиссаров, 1964; Тарасенко, 1967), наличие или

отсутствие в тканях корневых зачатков (Любинский, 1957), образование сплошного кольца склеренхимных волокон вокруг проводящих пучков (Деметрадзе, 1951; Лотова, 1957), наступление периода покоя побегов (Перк и Халлоп, 1964), изменение соотношения углеводов и азотосодержащих веществ (Правдин, 1938; Стоев, 1948), природных активаторов и ингибиторов роста в тканях черенкуемых органов (Кефели, 1965; Турецкая и др., 1966). Хотя указанные особенности и определяются наследственностью, но они меняются с развитием организма и изменением условий в онтогенезе. Поэтому нет основания абсолютизировать и различия в способности к регенерации у разных растений. В подтверждение этого отметим, что все изученные высшие растения (около 3000 видов и форм), независимо от их систематической принадлежности и экологических особенностей, в благоприятных условиях обнаруживали способность к размножению теми или иными черенками, не говоря уже о других формах проявления регенеративных потенций.



Рис. 1. Образование вегетативных побегов с листьями на соцветии *Kalanchoe daigremontianum*.

Различия в формах и темпах регенерации проявляются не только у разных видов, но и у разных органов и тканей одного и того же растения. Хагеман (Hagemann, 1932) отметил, что зеленые и альбиносные участки листовой пластинки у *Pelargonium karoline*, *Ruta graveolens* и *Sansevieria laurentii* неодинаково активны в отношении формирования почек. Корни у стеблевых черенков возникают не только в узлах — под почкой (Анели, 1949), но и в междоузлиях. При варьировании условий можно изменять регенерационную активность в широких пределах (Турецкая, 1961; Комиссаров, 1964).

В результате использования метода культуры изолированных органов, тканей и клеток, значительно расширились представления о потенциях растений к регенерации (Бутенко, 1970). Эти исследования показали, что практически можно получить каллус из клеток любых тканей и органов (Стюард и др., 1965; Бутенко, 1970; Понтович, 1970). Недавно удалось показать, что каллус образуется даже из кусочков ткани тычинок и пыльников дурмана (Rao a. Metha, 1968). Оказалось возможным развитие карликовых растений из отрезков цветоножки *Petunia pendula* (Pelletier e. Delise, 1969) и на вырезках из стенок завязи *Haworthia turgida* (Majumdar Shyamal, 1970) при культивировании in vitro в стерильных условиях. Поэтому следует согласиться с мнением Б. П. Токина (1966 : 382) об отсутствии специальных «листовых» или «стеблевых» клеток. Существуют только «соматические клетки, сохранившие свои видовые свойства и свою выработанную исторически потенцию к размножению» (там же). Несмотря на попытку опровергнуть (Miehe, 1926; Молотковский, 1969) мнение о тотипотентности (омнипотентности) растительных клеток, оно находит все больше приверженцев.

Одним из доказательств наличия широких потенций к регенерации у разных видов и органов растений служат также примеры укоренения семядолей, усов, соцветий, цветков, чашелистиков и даже лепестков у сравнительно большого числа растений (Fuja, 1929; Bormann, 1939;

La-Rue, 1942; Кренке, 1950). Для характеристики потенции растений представляют интерес наши наблюдения над соцветиями и отдельными цветками *Kalanchoe daigremontianum* (рис. 1). На цветоножках многих цветков были замечены сформировавшиеся почки и вегетирующие молодые побеги (рис. 2). Случаи закладки побегов на цветках и соцветиях были известны еще Гёте (Канаев, 1970). Природа этого явления уже объяснена (Эсау, 1969 : 109). Цветки каланхоэ, на цветоножках которых были развиты почки и побеги, нам удавалось укоренить в песке. Однако попытки укоренить в песке изолированные цветки каланхоэ, на цветоножках которых не было почек и побегов, а также отдельные лепестки успеха не имели. Они отмирали спустя 6—9 дней после посадки.

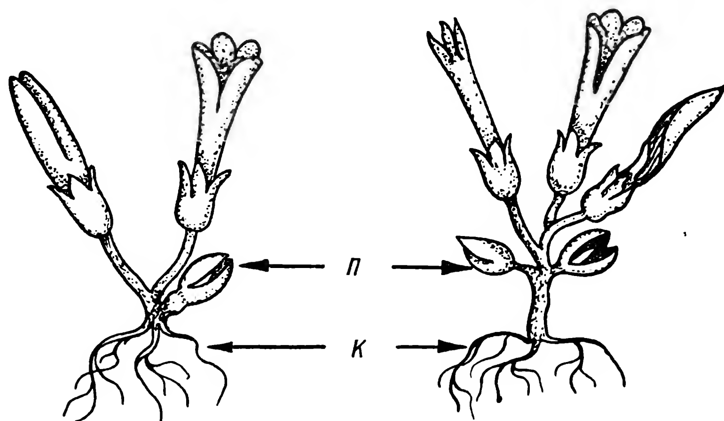


Рис. 2. Укорененные цветки *Kalanchoe daigremontianum* с почками (*П*) и корнями (*К*).

Растительная клетка в целом отличается большими морфогенетическими потенциями, однако разные клетки и ткани одного и того же растения in vitro проявляют неодинаковую способность к дедифференцировке и регенерации (Бутенко, 1970). Клетки разных тканей и органов различаются по набору белков и метаболизму (Боннер, 1967; Оленов, 1967; Медведев, 1968; Нейфах, 1969; Хавкин, 1969), хотя они имеют одинаковый генотип. Как отмечает Эсау (1969 : 81), одно и то же первичное действие генов часто приводит к различным конечным результатам в зависимости от наличия гормонов и других условий. В этом и заключается значение целостности организма (Эсау, 1969).

По мере увеличения возраста организма происходят специализация и старение клеток, тканей и органов, что ведет к сужению функциональных их возможностей (Фролькис, 1969; Виленчик, 1970). Узко специализированные ткани (хлоренхима листа и механическая ткань) и органы (цветки, усы, соцветия, плоды) проявляют относительно низкую регенеративную активность (сохраняя наследственные потенции к ней). Заметно снижается регенеративная активность органов со старением организма. Это явление также нельзя объяснить наследственными изменениями (соматическими мутациями клеток), хотя значение их для темпов регенерации нельзя полностью отрицать (Ахунд-Заде, 1968). Ослабление способности к регенерации с возрастом выступает у всех растений (Кренке, 1950) и животных (Токин, 1959). Частота же соматических мутаций обычно невелика (Атабекова, 1960; Рыбин, 1960; Асеева и Яшина, 1968; Уильямс, 1968).

Регуляция регенерационной активности в онтогенезе растений

Условия, влияющие на изменение регенерационной активности растений в онтогенезе, разнообразны и часть из них еще недостаточно изучена. Мы не будем останавливаться на роли внешних условий и экзогенных

регуляторов роста в регенерации растений. Нас интересует регуляция регенеративной активности развивающегося организма.

Процессы регуляции, как известно, направлены на поддержание целостности биологической системы, которая постоянно нарушается под влиянием разнообразных неблагоприятных условий. Нарушение целостности организма, сопровождающееся обычно ослаблением связей между тканями и органами, является одной из основных причин стимуляции регенеративных процессов в онтогенезе. В результате ослабления и нарушения целостности организма создаются условия для дедифференцировки клеток и проявления потенциальных возможностей тканей и органов к регенерации (Лёб, 1926; Токин, 1959).

Все формы регенерации, представляющие собой проявление потенций живого к размножению, относятся к адаптациям. Они обеспечивают восстановление целостности индивида. Поэтому сохранение наследственных потенций к регенерации у растений — это важный фактор завершения онтогенеза (Юсуфов, 1969б), повышающий его устойчивость в изменяющихся условиях среды.

Чтобы выяснить последствия нарушения целостности организма, рассмотрим общие тенденции изменений, происходящих в тканях и органах in vitro. Вскоре после отделения от растения в них усиливаются катаболические процессы, что показано путем изучения динамики содержащихся в них веществ. Эти изменения облегчают мобилизацию и передвижение веществ к местам интенсивных клеточных делений (к раневой поверхности) и вызывают процессы дезинтеграции в изолированной части. Продукты распада нуклеиновых кислот и белков играют роль морфогенетических факторов, активизируя пролиферацию клеток. Изучение физиологии митотического деления клеток привело И. А. Алова (1964 : 244—249) к выводу об участии продуктов распада тканей в активации деления клеток при регенерации. Особенно большое значение он придает продуктам распада белков. Точка зрения об участии продуктов распада белков в активации процессов деления клеток применима и к животным, и к растениям (Залкинд и др., 1966; Робертис и др., 1967). Такой способ регуляции деления клеток считается наиболее простым и филогенетически древним. У растений, по-видимому, следует учитывать также возможность освобождения ряда гормонов при распаде белков, в нормальном состоянии находящихся в связанном с ними состоянии (Кефели, 1970). Поэтому нарушение целостности организма разнообразными воздействиями, в частности отделение тканей и органов и их культивирование в условиях изоляции от целого, способствуют усилению процессов физиологической регенерации (Шмальгаузен, 1968 : 295—298) и включению сложных механизмов морфогенеза при регенерации.

Однако не всякое нарушение целостности (освобождение органа из-под контроля целого) способствует активизации регенеративных процессов. Для регенерации важно сохранение взаимодействия между тканями в пределах изолированного органа, между его структурами; об этом свидетельствуют данные о влиянии почек и листьев на корнеобразование стеблевых черенков (Турецкая, 1961; Комиссаров, 1964). Уменьшение размера изолированной части меняет характер регенеративных процессов (Miehe, 1926). Это можно подтвердить и данными нашего опыта (8 VI 1970) по изучению регенерации высечек из листовой пластинки (с жилкой) у 40 видов растений. Высечки мы делали острым пробочным сверлом (с диаметром 10 мм) и помещали их на влажную фильтровальную бумагу в чашки Петри. Бумагу меняли через день. В опытах стерильность не соблюдалась. Число высечек составляло 23—33. Как и следовало ожидать, выживаемость, способность к росту и каллусообразованию у высечек из листьев разных растений были неодинаковыми (см. таблицу).

Высечки из листьев бегонии, табака, томатов и целозии не образовывали даже корней, тогда как на изолированных листьях или на половинках листовой пластинки они легко формировались. В высечках процессы регенерации, как правило, завершались на стадии формирования каллуса.

развивается много придаточных корней и образуются вегетирующие побеги. Черенки же, взятые в генеративной фазе, быстро переходят к цветению и корни у них растут плохо, а иногда вместо них образуются клубни или луковички (в зависимости от биологических особенностей видов).

Как видно на рис. 3, с возрастом у растений регенеративная активность разных органов значительно меняется. Например, в ювенильной фазе по этому показателю выделяются побеги, а в фазе плодоношения листья (травянистые однолетники и двулетники) и корни (древесные растения и травянистые многолетники). Смена доминирующего положения органов по их способности к регенерации в ходе онтогенеза растения (что показано изменением последовательности цифр 1—6 на черных дугах вокруг кружочков), судя по некоторым данным, может быть связана с изменением

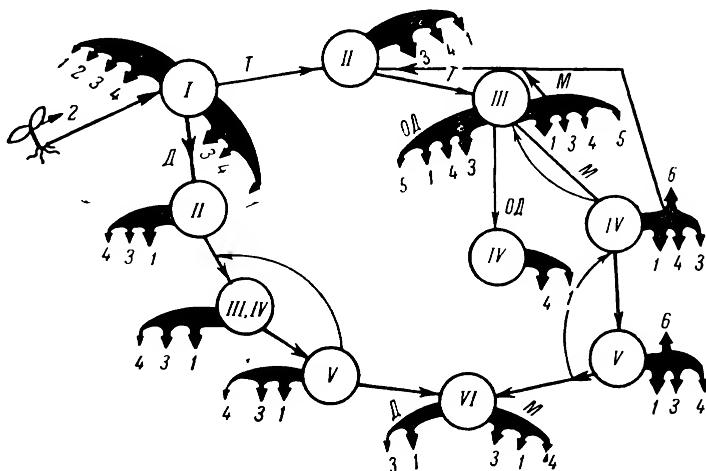


Рис. 3. Изменение корнеобразовательной активности у разных органов в онтогенезе растений.

Д — древесные, *Т* — травянистые, *М* — травянистые многолетники, *ОД* — травянистые однолетники и двулетники. Фазы развития: ювенильная (*I*), прематурная (*II*), цветения (*III*), плодоношения (*IV*), максимума генеративного развития (*V*), старости (*VI*). *Черной дугой* возле кружочков показана степень регенеративной активности разных органов (размеры дуги соответствуют большей или меньшей активности); *1* — корни, *2* — семядоли, *3* — побеги, *4* — листья, *5* — цветки, *6* — клубни и корнеплоды.

физиологического состояния органов, усилением их специализации и темпа старения, а также с разной активностью камбия (Раздорский, 1940; Кренке, 1950; Турецкая и Кефели, 1968; Эсау, 1969).

В ювенильной фазе все изученные виды растений проявляли высокую регенеративную активность, в период же старения особи она резко снижается, особенно у древесных растений. Нередко многолетние растения сохраняют значительную способность к регенерации длительное время или у них происходят ее циклические изменения в связи с процессами омоложения и новообразования органов, с сезонной периодичностью деятельности камбия и роста. Ежегодно формирующиеся новые органы, хотя и ограниченное время, проявляют у многолетних растений сравнительно высокие потенции к регенерации (которые зависят и от общего возраста растения). Это показано на рис. 3 стрелками, направленными назад (от последующей фазы развития к предыдущей).

На основе наследственной способности регенеративная активность варьирует в широких пределах. При этом имеют значение фаза развития, возраст организма и разнообразные внешние условия. Хотя пути и способы регуляции регенеративной активности в онтогенезе растения разнообразны, но главное значение в этом имеют целостность, полярность и возраст. Поэтому явления регенерации могут быть поняты только при рассмотрении их в связи с проблемой морфогенеза и целостности растительного организма.

Индивидуальность вегетативного потомства

Организм (особь, индивид) представляет собой элементарную единицу жизни (Тимофеев-Ресовский и др., 1969). Г. Г. Левин (1961, 1964) определяет индивид как организм, единичное существо, характерными чертами которого являются обособленность, физическая непрерывность, морфо-физиологическая целостность и неделимость. Он предлагает различать типичные и сложные индивидуумы (последние чаще встречаются у высших растений). Такое подразделение индивидов не всегда находит поддержку (Сенянинова-Корчагина, 1967), хотя в целом наличие переходов от типичной особи к агрегациям у образующих кусты и корневищных растений сомнений не вызывает (Завадский, 1968). Определение границ индивидуальности у растений затрудняется тем, что для них показатель «неделимости имеет относительное значение» (Тахтаджян, 1954 : 72) из-за способности их органов и частей «к физической жизни в изолированном от своего целого состоянии» (Кренке, 1950 : 424).

Одним из проявлений делимости индивида у растений является относительная самостоятельность разных органов. Судя по этому показателю взаимозависимость органов в ходе морфогенеза у стержнекорневых растений больше и целесообразность особи выше, чем у корневищных. Индивид у стержнекорневых растений имеет более четкие границы, чем у корневищных.

Учитывая сложность определения индивидов у растений и колониальных животных, Эрлих и Холм (1966 : 85) предлагают указывать «применительно к какой области оно дается — к таксономии, генетике или экологии». В исследованиях по теории эволюции особями признаются «все морфо-физиологические единицы, произошедшие от одной зиготы, гаметы. . ., споры или почки, индивидуально подлежащие действию естественного отбора или других эволюционных факторов» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969 : 23).

Проблема индивидуальности в связи с вегетативным размножением растений черенками еще более запутана. Не ясны границы онтогенеза растений, полученных из черенков. Ведутся споры относительно возможности вырождения вегетативного потомства вследствие его старения, а также по вопросу, считать ли укорененные и функционирующие органы, образующие системы лист—корень, цветок—корень и семядоля—корень индивидами или нет? Некоторые исследователи предлагали считать индивидами только такие живые системы, которые способны к воспроизведению себе подобного (Miehe, 1926), или любую изолированную живую ткань независимо от ее полноценности и длительности сохранения жизни (Кренке, 1950). Нам кажется, что исходя только из способности к жизни in vitro было бы неправильно возводить в ранг индивида изолированные клетки, ткани и органы растения. Воспроизведение себе подобного также нельзя считать показателем индивидуальности и неотъемлемым свойством любых индивидов.

Борман (1939) приводит данные о росте соцветий и цветков (с цветоножкой) в изолированной культуре на основе исследования 400 видов растений. У 126 видов соцветия укоренились, у 17% видов после появления корней на соцветиях образовались вегетативные побеги. По данным Ла-Рью (La-Rue, 1942), при культивировании на агаре цветки *Begonia schmidtiana* образовали корни на 9-й день после начала опыта, у *Impatiens balsamina* — на 41-й день, у *Sedum spectabile* — на 25-й, у *Taraxacum officinale* — на 26-й, у *Viburnum carlesie* — на 174-й день. Укорененные цветки и соцветия не способны долго жить из-за отсутствия автотрофного питания. Поэтому укорененный цветок, культивируемый на питательной среде, вряд ли может быть назван индивидом даже при сохранении потенций к размножению (такие цветки при опылении завязывают семена). Изолированные семяпочки, кусочки корня, плоды, ткани (каллус) и клетки, культивируемые вне организма, нельзя рассматривать как индивиды,

хотя in vitro на питательных средах удается долго поддерживать их жизнь.

В определенных условиях из них можно получить индивиды — растения, но сами по себе они ими не являются. Точно так же и высечки из листа, хотя способны к длительной жизни (Джапаридзе и Чрелашвили, 1969), нельзя возвести в ранг индивида.

Довольно значительную способность к самостоятельной жизни в благоприятных условиях проявляют листья и семядоли, отрезанные части корней и стеблей многих растений. Способность таких органов к полноценной самостоятельной жизни определяется развитием корней (у изолированных стеблей, листьев и семядолей) или образованием почек и побегов (у корневых черенков). Укорененные листья и семядоли, способные существовать за счет происходящих в них синтетических процессов, могут быть признаны индивидами с ограниченными возможностями к воспроизведению; тем более это относится к корневым и стеблевым черенкам, которые в дальнейшем обычно превращаются в полноценные индивидуумы.

Способность к воспроизведению не всегда проявляется в природе даже у особей. Так, межвидовые гибриды растений и животных не всегда могут размножаться, их существование нередко ограничено жизнью индивида. Однако они играют определенную экологическую роль в природе и проявляют индивидуальность. Воспроизведение себе подобного является характерной чертой не столько индивидов, сколько популяций и видов (Завадский, 1968). Следовательно, индивид у высших растений не может быть определен одним показателем. Как типичные, так и сложные индивиды у цветковых растений (в смысле Г. Г. Левина) характеризуются взаимодействием органов и биполярностью осей, определенной целостностью; они ограничены в пространстве и во времени и способны в определенных условиях к воспроизведению и самостоятельному существованию. Биполярность и взаимодействие органов (т. е. целостность) возникают у изолированных листьев и семядолей после корнеобразования, у отрезков корней — после образования побега, а у стеблевых черенков с листьями — после появления корней.

Важное значение для выяснения спорных вопросов теории онтогенеза имеет определение границ индивидуальности у растений, полученных укоренением черенков. Началом их онтогенеза следует считать время перехода изолированного органа к полноценной самостоятельной жизни. У стеблевых черенков это соответствует времени корнеобразования, а у корневых и листовых черенков — времени закладки почек. Только в изолированной культуре в благоприятных условиях органы разновозрастных растений приобретают более или менее одинаковое физиологическое состояние. Это служит основанием считать период формирования почек (у корневых и листовых черенков) или корней (у стеблевых черенков) началом онтогенеза вегетативного потомства. Его онтогенез завершается смертью того индивида, который возник непосредственно из укорененного черенка. Каждое последующее его черенкование приводит не к продолжению жизни старого (материнского) индивида, а к образованию нового (физиологически обновленного), хотя в генетическом отношении материнские и дочерние особи мало отличаются друг от друга. Поэтому нельзя считать, что в черенковом потомстве (или поколении) сохраняется прежний индивид. Непонимание этого было причиной дискуссий о вырождении клона (Ефейкин. 1956).

О старении клонов

Все еще спорным остается вопрос о влиянии возраста материнского растения на развитие его вегетативного потомства, а также об онтогенетической равноценности адвентивных и пазушных почек. Не останавливаясь на анализе более ранней литературы, отметим, что и в последние годы высказывалось мнение о влиянии возраста материнского растения на развитие вегетативного потомства (Араратян, 1957; Скрипчинский,

1963; Левин, 1966; Смирнова, 1967; Уранов, 1967; Черненко, 1971). Черенки от плодоносящих особей дают потомство, обыстрее развивающееся, чем потомство черенков от молодых, не цветущих растений. Такие факты продемонстрированы на многих видах растений. Однако из подобных наблюдений нельзя делать вывод о старении клона. Между тем С. П. Смелов (1966 : 111), говоря о старении индивида в онтогенезе, пишет, что «старение в какой-то мере распространяется и на клоны, возникшие в процессе вегетативного размножения».

Представления о старении клона при длительном вегетативном размножении растений связаны с пониманием самого клона. Нередко в морфологической и геоботанической литературе под клоном многолетних растений понимают какой-то возрастной этап формирования куста. По Смелову (1966 : 103), образование клона представляет собой последний этап в возрастном цикле лугового злака. При партикуляции или вегетативном размножении большой жизненный цикл многолетних травянистых растений включает период «от семени до отмирания. . . всего клона» (Серебрякова, 1971 : 105). В этом случае нетрудно представить старение и отмирание клона. Разрастание куста приводит к образованию дочернего вегетативного потомства, которое старится вместе с материнским кустом. Но старение таких «клонов» часто является результатом самоотравления растений (Шорина, 1967 : 85), что не имеет ничего общего с нарастанием старческого состояния меристем в ряду поколений.

В генетике клон рассматривается как вегетативно размноженная культура, полученная от одной клетки или от одного организма. Клон — совокупность потомков одной особи, возникших путем вегетативного размножения или апомиксиса (Мюнтцинг, 1967). В генетике клоном считается совокупность генетически однородных организмов, которому не присущи черты индивида. Продолжительность жизни такого клона, конечно, не зависит от влияния возрастного состояния предыдущих поколений на их потомство. Это сознают в той или иной мере и те исследователи, которые рассматривают клон как этап жизненного цикла. В упомянутой работе Смелов (1966 : 112—119) указывает на то, что в природе вырождение вегетативно размножающихся видов растений (т. е. настоящих клонов) часто не выражено. Выращивая в изолированной культуре почки с разновозрастных растений тимофеевки луговой, он пришел к выводу, что из них возникает в физиологическом отношении равноценное вегетативное потомство (стр. 117). В работе А. А. Уранова (1967 : 5) отмечается, что вновь возникающий парциальный куст повторяет в ряде поколений побегов те же или сходные этапы морфологических изменений, которые проходил материнский семенной куст.

Что касается адвентивных и пазушных почек, то между ними нет четких онтогенетических различий (Эсау, 1969 : 105). Нормальные пазушные и адвентивные побеги не отличаются друг от друга и по темпам развития (Ефейкин, 1956; Юсуфов, 1968). Однако различия между ними нередко могут быть довольно значительны из-за возрастания частоты соматических мутаций у адвентивных побегов. Исследование регенератов, полученных в культуре тканей, показало заметное изменение у них числа хромосом (Schamina, 1970; Загорская и др., 1971).

Есть много данных, свидетельствующих об отсутствии старения меристем из поколения в поколение у растений при вегетативном размножении (Möbius, 1940; Ефейкин, 1956; Юсуфов, 1968). Однако некоторые исследователи допускали возможность нарастающего старения меристем при вегетативном размножении и вырождения клона по этой причине (Molisch, 1929; Кренке, 1950; Линник, 1955; Passeker, 1962). Несмотря на противоречивые мнения по данному вопросу, следует согласиться с мнением В. Л. Комарова о том, что «. . .клон — не особь и сам по себе не стареет, лишь бы условия жизни его не угнетали» (1940 : 93).

Это положение сохраняет силу даже при учете возможности старения вегетативно размножающихся растений в природной обстановке (Смирнова, 1968; Уранов и Смирнова, 1969; Уранов и др., 1970; Гупало и Скрип-

чинский, 1971). Имеющиеся наблюдения над вырождением клонов в природе не могут служить основанием для общего вывода о старении клона в ряду поколений. Сведения такого рода (Смирнова, 1968) нуждаются в дополнительной экспериментальной проверке. Кроме того, не выяснено, в какой мере вырождение клона от поколения к поколению является следствием передачи меристемам дочернего поколения старческих изменений материнских особей при вегетативном размножении. Снижение функциональной активности меристем, наблюдающееся нередко в ряду вегетативных поколений, является часто результатом влияния окружающих их старых тканей. В результате такого влияния наступает ранняя дифференциация меристем и происходит распространение вирусной инфекции. Влиянием окружающих тканей обусловлены различия и почек по длине стебля. В соответствующих условиях (при изоляции почек в культуре и при перепрививке на другие части растения) почки из участков (ярусов) побега разного возраста различий в темпах роста и генеративного развития не обнаруживают (Ефейкин, 1956).

Старение при вегетативном размножении, как и старение растений вообще, нельзя сводить только к старению меристем. Старение растений зависит от взаимодействия органов в пределах целостного организма. Сами меристемы также обновляются, особенно у многолетних растений.

На ряде древесных растений (Trippi, 1963) и на картофеле (Тринклер, 1970) получены данные, казалось бы свидетельствующие о вырождении потомства при длительном вегетативном размножении. Однако на основе этих данных нельзя сделать окончательного вывода о том, обусловлено ли вырождение клона в этих случаях прогрессирующим старением меристем или ухудшением условий развития потомства в ряду поколений. Работы такого характера требуют применения очень точной методики.

Попытки (Смирнов, 1970) доказать старение клона при вегетативном размножении растений, исходя из данных о старении меристем, не убедительны. Он ссылается, в частности, на опыты Уайта, в которых корни томатов в условиях непрерывной культуры жили 30 лет, а затем отмерли. Конечно, меристема в растении стареет в процессе дифференциации, но старение меристем и изолированных тканей и органов в культуре не может служить основанием для общего вывода об обязательном вырождении растений при длительном вегетативном размножении. Эти процессы разного порядка.

Даже при повторном укоренении черенков не удается обнаружить стойких признаков вырождения вегетативного потомства у многолетних растений (Юсуфов, 1968, 1969а), не говоря уже о естественном вегетативном размножении растений. Наблюдения других авторов (Ефейкин, 1956; Meyer, 1963; Рыбин и Руденко, 1965; Смелов, 1966) над растениями, вегетативно размножающимися в природе и культуре, укрепляют мнение об отсутствии вырождения клона в результате прогрессирующего старения апикальных меристем в последовательных поколениях при вегетативном размножении.

Исходя из следующих соображений, мы считаем, что нет основания ожидать вырождения клона вследствие его старения: 1) наиболее распространенный тип деления клеток (митоз) обеспечивает возникновение двух равноценных омоложенных дочерних клеток и всякий новый меристематический зачаток, возникающий в результате митозов, является онтогенетически молодым (Ефейкин, 1956). Различия между дочерними клетками появляются лишь в процессе дифференциации или в результате неравного деления клеток (Есау, 1969 : 82); 2) вегетативное размножение в природе часто сопровождается отторжением зачатков от материнского растения, что уменьшает или полностью устраняет влияние старых тканей на развивающееся вегетативное поколение; 3) переход вегетативного зачатка к самостоятельной жизни ведет к закладке новых органов, и это в свою очередь способствует омоложению вегетативного потомства; 4) в ряде случаев (у культурных плодовых, ягодных и декоративных растений, а также у всех аллополиплодов) вегетативное размножение содействует

сохранению гетерозиготности и гетерозиса; 5) длительное существование вегетативно размножающихся растений может быть обусловлено отбором определенных клонов, у которых не происходит ослабления жизнеспособности в потомстве при бесполом размножении.

Ослабление клона и его вырождение могут происходить в результате передачи из поколения в поколение каких-либо болезней при вегетативном размножении растений (Букасов, 1937; Crane a. Lawrance, 1952; Эллиот, 1961), в плохих условиях питания и развития потомства (Nickl u. Schmut, 1946) или при использовании для вегетативного размножения больных и дряхлых маточников (Trippi a. Montaldi, 1960). Поэтому вопрос об оздоровлении посадочного материала при вегетативном размножении имеет большое практическое значение. При устранении таких нежелательных явлений особи, полученные в результате вегетативного размножения, сохраняют хорошую жизнеспособность и по продолжительности жизни не отличаются от растений семенного происхождения.

Заключение

За последние годы физиология растений достигла больших успехов в изучении изолированных органов и тканей, а также в управлении процессами дифференцировки при регенерации. Задача теперь состоит не только в углублении исследований в этом направлении, но и в осмысливании данных, полученных на изолированных тканях и органах, с точки зрения целостности организма. Регенеративная активность у разных видов и органов растений и механизм ее регулирования в онтогенезе не могут быть поняты вне общих закономерностей развития растительного организма как целостной системы.

Способность к регенерации широко распространена и присуща в той или иной мере всем видам и органам растений. Широкие потенциальные возможности у растений в отношении регенерации не исключают наследственные различия у разных видов. Потенциальные возможности клеток к регенерации и размножению реализуются по-разному, в зависимости от вида растений, условий его обитания, особенностей онтогенеза, характера специализации органов и т. д.

Отсутствие ясности в вопросе о целостности организма и границах индивида у растений способствовало возникновению представлений о вырождении клонов при длительном вегетативном размножении. Мы считаем, что не происходит вырождения клонов вследствие передачи меристемам в ряду поколений необратимых старческих изменений тканей материнских растений. Однако клоны могут вырождаться в результате того, что потомству могут передаваться вирусные заболевания, и вследствие ухудшения условий существования. Выяснение конкретных причин вырождения клона остается важной практической задачей.

ЛИТЕРАТУРА

Алов И. А. (1964). Очерки физиологии митотического деления клеток. — Альтергот В. Ф. и К. П. Волгина. (1970). Структурные и функциональные особенности ускоренно растущего побега. Физиол. раст., 17, 2. — Анели Н. А. (1949). Типы окоренения и ризогенная мозаика. Тр. Тбилисск. бот. сада, 58. — Арарат ян А. Г. (1957). Об омоложении растений. Изв. АН Арм. ССР, биол. и с.-х. науки, 10, 10. — Асеева Т. В. и И. М. Яшина. (1968). Вегетативные мутации картофеля. Генетика, 4, 3. — Атабекова А. И. (1960). О вегетативных мутациях. Изв. АН Арм. ССР, биол. науки, 13, 11. — Ахунд-Заде И. М. (1968). Соматические мутации у хурмы и лимона. Тр. МОИП (экспериментальный мутагенез), 23. — Бернет Ф. (1964). Целостность организма и иммунитет. — Боннер Дж. (1967). Молекулярная биология развития. — Букасов С. М. (1937). Проблема долговечности сортов картофеля. В сб.: Теоретические основы селекции растений, III. — Бутенко Р. Г. (1970). Тотипотентность растительной клетки и культура тканей. Тр. I Всесоюзн. конф. по культуре изолированных органов, тканей и клеток. — Виленчик М. М. (1970). Молекулярные механизмы старения. — Гупало П. И. (1969). Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. — Гупало П. И., В. В. Скрипчинский. (1971). Физиология индивидуального развития растений. — Деметрадзе Т. Я. (1961). К выяснению причин трудного укоренения черенков некоторых

ценных субтропических культур. Тр. БИН АН СССР, серия VII, Морфология и анатомия, 2. — Д ж а п а р и д з е Л. И., М. Н. Ч р е л а ш в и л и. (1969). О переживаемости листовых высечек. Тез. докл. членов Груз. бот. общ. на IV делегатском съезде ВБО. — Д р и ш Г. (1915). Витализм (его история и система). — Д у б р о в и ц к а я Н. И. (1961). Регенерация и возрастная изменчивость растений. — Е ф е й к и н А. К. (1956). Онтогенез и меристема у покрытосеменных растений. Докт. дисс. БИН АН СССР. Л. — З а в а д с к и й К. М. (1951). Получение множества побегов на листьях бегонии с неповрежденной пластинкой и неотделенных от материнских растений. Уч. зап. ЛГУ, 139, 26. — З а в а д с к и й К. М. (1968). Вид и видообразование. — З а г о р с к а я Н. А., З. Б. Ш а м и н а и Р. Г. Б у р е н к о. (1971). Изменения растений-регенераторов, полученных в культуре тканей табака. Генетика, 7, 3. — З а л к и н д С. Я. и др. (1966). Клеточное деление. В кн.: Руководство по цитологии, II. — И б е р т Д. Ж. (1968). Взаимодействующие системы в развитии. — К а н а е в И. И. (1970). Гёте как естествоиспытатель. — К а с т л е р Г. (1968). Общие принципы анализа систем. В кн.: Теоретическая и математическая биология. — К е ф е л и В. И. (1965). Природные ингибиторы и их участие в росте растений. Автореф. диссерт. — К е ф е л и В. И. (1970). Рост растений в свете современных представлений о внутриклеточной регуляции. Усп. совр. биол., 69, 3. — К н о р р е А. Г. (1968). Уровни органической индивидуальности в связи с эволюцией целостности. В сб.: Проблема целостности в современной биологии. — К о м а р о в В. Л. (1940). Учение о виде у растений. — К о м и с с а р о в Д. А. (1964). Биологические основы размножения древесных растений черенками. — К о р о т к о в а Г. П. (1968). Принципы целостности. — К р е н к е Н. П. (1950). Регенерация растений. — Л ё б Ж. (1926). Организм как целое с физико-химической точки зрения. — Л е в и н Г. Г. (1961). Проблема индивидуальности у растений. Бот. ж., 46, 3. — Л е в и н Г. Г. (1964). Индивидуальность и жизненные циклы растений. Бот. ж., 49, 2. — Л е в и н Г. Г. (1966). Возрастные изменения у растений. Бот. ж., 51. 11. — Л е о п о л ь д А. (1968). Рост и развитие растений. — Л и н н и к Г. Н. (1955). О причинах вырождения картофеля. Бот. ж., 40, 4. — Л о т о в а Л. И. (1957). Анатомическое исследование процессов корнеобразования при вегетативном размножении карликовых подвоев яблони. ДАН СССР, 113, 6. — Л ю б и н с к и й Н. А. (1957). Физиологические основы вегетативного размножения растений. — М е д в е д е в Ж. А. (1968). Молекулярно-генетические механизмы развития. — М о д и л е в с к и й Я. С. (1964). К проблематике цитоэмбриологии растений. Журн. общ. биол., 4. — М о л о т к о в с к и й Г. Х. (1954). Образование придаточных побегов на корнях черного паслена при нарушении полярности. Бюлл. ГБС АН СССР, 18. — М о л о т к о в с к и й Г. Х. (1969). Регенерация и полярность растений. Сельскохозяйств. биология, 4. — М ю н т ц и н г А. (1967). Генетика. — Н е й ф а х А. А. (1969). Генетические основы развития. — О л е н о в Ю. М. (1967). Клеточная наследственность, дифференцировка клеток и канцерогенез как проблемы эволюционной генетики. — П е р к А., Л. Х а л л о п. (1964). Эколого-физиологическое исследование периода покоя у древесных растений. Уч. Зап. Тартусск. унив., 151. — П о н т о в и ч В. Э. (1970). Ткани репродуктивных органов в культуре in vitro. Тр. I Всесоюзн. конф. по культуре изолированных органов, тканей и клеток. — П р а в д и н Л. Ф. (1938). Вегетативное размножение растений. — Р а з д о р с к и й В. (1940). Соотношение между деятельностью камбия, цветением и регенерацией растений. Природа, 5. — Р о б е р т и с Э., В. Н о в и н с к и й и Ф. С а э с. (1967). Биология клетки. — Р о ж д е с т в е н с к и й В. П. (1958). Опыт получения цветущих побегов на листьях томата. Бюлл. МОИП, отдел биол., 63, 5. — Р ы б и н В. А. (1960). Редкий случай спортивного уклонения у груши и эволюция научных представлений о явлениях спорта от Дарвина до наших дней. Тр. юбилейн. дарвиновской конференции. Кишинев. — Р ы б и н В. А., И. С. Р у д е н к о. (1965). Быстрорастущий пирамидальный тополь. — С а р к и с о в Д. С. (1970). Регенерация и ее клиническое значение. — С е н я н и н о в а - К о р ч а г и н а М. В. (1967). Геофилия и ее значение в сложении структуры растительного сообщества. Уч. зап. ЛГУ, сер. географ. наук, 327, 19. — С е р е б р я к о в а Т. И. (1971). Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 76, 1. — С и н н о т Э. (1963). Морфогенез растений. — С к р и п ч и н с к и й В. В. (1963). Некоторые вопросы теории онтогенеза растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 68, 3. — С м е л о в С. П. (1966). Теоретические основы луговодства. — С м и р н о в А. М. (1970). Рост и метаболизм изолированных корней в стерильной культуре. — С м и р н о в а О. В. (1967). Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой и сныти обыкновенной. В сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — С м и р н о в а О. В. (1968). Численность и возрастной состав популяций некоторых компонентов травяного покрова дубрав. В сб.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. — С т о е в К. Д. (1948). О метамерной изменчивости корнеобразовательной способности и содержания углеводов в побегах винограда. ДАН СССР, 59, 4. — С т ю а р д Ф. и др. (1965). Рост и развитие растительных клеток в культуре. Природа, 2. — Т а р а с е н к о М. Т. (1967). Размножение растений зелеными черенками. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Т и м о ф е е в - Р е с о в с к и й Н. В., Н. Н. В о р о н ц о в, А. В. Я б л о к о в. (1969). Краткий очерк теории эволюции. — Т о к и н Б. П. (1959). Регенерация и соматический эмбриогенез. — Т о к и н Б. П. (1966). Общая эмбриология. — Т р и н к л е р Ю. Г. (1970). Старение и омоложение в большом цикле развития картофеля. В кн.: Онтогенез высших растений (сообщения Ереванск. симпозиума). — Т у р е ц к а я Р. Х. (1961). Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. —

Турецкая Р. Х. и В. И. Кефели. (1968). Передвижение ауксинов в растениях. Усп. совр. биол., 66, 1 (4). — Турецкая Р. Х., В. И. Кефели, Э. К. Коф. (1966). Роль природных регуляторов роста в органообразовании у черенков вишни и винограда. Физиол. раст., 13, 1. — Уильямс У. (1968). Генетические основы и селекция растений. — Уоддингтон К. (1964). Морфогенез и генетика. — Уотермэн Т. (1968). Проблема. В кн.: Теоретическая и математическая биология. — Уранов А. А. (1967). Онтогенез и возрастной состав популяций. В сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — Уранов А. А., Н. М. Григорьева, В. Н. Егорова, И. М. Ермакова, А. Р. Матвеева. (1970). Изменчивость и динамика возрастных спектров некоторых луговых растений. В сб.: Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. (Тр. МОИП, 38, секц. бот.). — Уранов А. А., О. В. Смирнова. (1969). Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 74. 1. — Фролькис В. В. (1969). Природа старения. — Хавкин Э. Е. (1969). Индуцированный синтез ферментов в процессах роста и морфогенеза растений. — Чайлахян М. Х. (1955). Целостность организма в растительном мире. — Чайлахян М. Х. (1958). Основные закономерности онтогенеза высших растений. — Черненко Е. С. (1971). Онтогенетические особенности яблонь корневого и стеблевого происхождения. Автореферат докт. дисс. — Шмальгаузен И. И. (1942). Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. — Шмальгаузен И. И. (1968). Факторы эволюции. — Шорина И. И. (1967). Жизненный цикл безвременника великолепного в лесном и субальпийском поясах западного Закавказья. В сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — Эллиот Ф. (1961). Селекция растений на основе цитогенетики. — Эрлих П., Р. Холм. (1966). Процесс эволюции. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Югай Г. А. (1962). Проблема целостности организма. — Юсуфов А. Г. (1967). Регенерация растений и принципы ее классификации. Журн. общ. биол., 1. — Юсуфов А. Г. (1968). Исследования по регенерации у двудольных растений. Докт. диссерт., БИН АН СССР, Л. — Юсуфов А. Г. (1969а). Регенерация у растений. Биология в школе, 4. — Юсуфов А. Г. (1969б). Изменения форм размножения и способности к регенерации в ходе прогрессивной эволюции растений. В сб.: Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. — Bormann I. (1939). Untersuchungen über die künstliche Umwandlung von Blütenstanden in Laubsprosse. Planta, 29, 4. — Crane A. B. a. W. J. C. Lawrance. (1952). The genetics of garden plants. — Fuja M. C. (1929). On the formation and development of roots and shoots on the isolated cotyledons of *Cucurbita*, *Cucumis* and *Lupinus*. Bull. Acad. Polon. Sci. Letters. Classe Sci. Mathem. Nat., Ser. B. Sci., Nat., 1. — Hagemann A. (1932). Untersuchungen an Blattstecklingen. Gartenbauwissenschaft, 6, 2. — La-Rue C. D. (1942). The rooting of flowers in sterille culture. Bull. Torrey Bot. Club, 69, 5. — Majumdar Shyamal K. (1970). Production of plantlets from the ovary wall of *Haworthia turgida* var. *pallidifolia*. Planta, 90, 2. — Meyer F. (1963). Schwacht die dauerende vegetative Vermehrung die Lebenskraft? Gartenwelt, 63, 3. — Miehe H. (1926). Das Archiplasma. — Möbius M. (1940). Die vegetative Vermehrung der Pflanzen. — Molisch H. (1929). Die Lebensdauer der Pflanze. — Morgan T. H. (1907). Regeneration. — Nickl A. u. H. Schmut. (1946). Grundzüge der Botanik. — Passeker F. (1962). Das Alterungsproblem bei der hoher Pflanzen. Forschungen und Fortschritte, 36, 10—11. — Pelletier G. e. B. Delise. (1969). Sur la faculte de regeneration de plantes entieres par culture in vitro du pedoncule floral de *Petunia pendula*. Ann. ameliorat. plantes, 19, 3. — Rao N. M. a. A. R. Metha. (1968). In vitro growth and nutrition of *Datura* anther callus. Ind. J. Plant Physiol., 11, 2. — Schamina S. B. (1970). Genetische Gesetmäβikjeiten bei der Regeneration pflanzlicher Gewebe in der Kulture. In: Ergebnisse der esp. Medizin (die Zell in vitro als Model in Biologie und Medizin), 1. — Trippi V. (1963). Studies on ontogeny and senility in plants. Fyton, 20, 1. — Trippi V. a. E. R. Montaldi. (1960). The aging of Sugarcane clones. Fyton, 14, 2.

Дагестанский государственный университет им. В. И. Ленина, г. Махачкала.

(Получено 18 III 1971).

SUMMARY

Dwelling on the data concerning the cultivation of isolated tissues and organs as well as on the results of grafting of plants a conclusion of the broader regeneration potentialities in plants has been made. The specialisation of tissues and organs is accompanied by decline of the regeneration activity though the hereditary ability for regeneration is still preserved. The regeneration ability as displayed by different organs is controlled by the self-developing organism and is dependant on the integrity of the organism, its polarity, age, etc. Some suppositions as to the reasons standing behind the absence of aging of the clones in nature are expressed.

УДК 581.524.44 (519.3)

Р. Ш. Кашапов, Н. Манибазар, Б. М. Миркин,
В. С. Мухаметшина и Л. Г. Наумова

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЙМЫ РЕКИ ОНГИЙН-ГОЛ (МОНГОЛЬСКАЯ НАРОДНАЯ РЕСПУБЛИКА)

С 8 рисунками

R. SH. KASHAPOV, N. MANIBAZAR, B. M. MIRKIN,
V. S. MUKHAMETSHINA AND L. G. NAUMOVA

THE VEGETATION OF ONGIN-GOL RIVER FLOOD VALLEY (MONGOLIA)

В статье дан конспект выделенных авторами основных ассоциаций растительности поймы реки Онгийн-Гол (21 ассоциация, сгруппированные по 6 типам местообитаний, наиболее распространенных в изучаемой пойме).

Среди речных пойм Центральной Азии особое место занимают поймы группы сравнительно небольших рек, берущих начало в горах Хангая и Монгольского Алтая и теряющихся в бессточной котловине пустыни Гоби (Байдараг-Гол, Тацын-Гол, Аргын-Гол, Онгийн-Гол, Цаган-Гол, Гашуны-Гол и др.). Самой крупной из рек этого типа является Онгийн-Гол, начинающийся на высоте 2300 м над ур. м. на южном склоне Хангайского хребта и теряющий постоянное русло ниже сомона Сайхан-Обо на высоте 1270 м. Лишь в особо благоприятные годы воды Онгийн-Гола достигают пересыхающего озера Улан-Нур. Необычайная контрастность зонального фона, аллювиальных фаций и гидрологии на разных отрезках течения реки делают ее уникальным объектом для изучения закономерностей смены растительности по продольному профилю.

В литературе о растительности Монгольской Народной Республики этот объект по-существу не получил освещения, если не считать некоторых общих замечаний в книгах И. А. Цаценкина и А. А. Юнатова (1951) и А. А. Юнатова (1954).

В связи с этим авторами с 1 по 10 августа 1971 г. было выполнено маршрутное описание растительности и компонентов абиогенной среды, определяющих характер поймы р. Онгийн-Гол.[1]

При обследовании был избран следующий принцип сбора материала. Через каждые 100 м падения высоты над уровнем моря закладывался ключ площадью около 2 км^2. В пределах регулярно расположенных ключей описания растительных сообществ проводились по принципу пропорционально-типического отбора: вначале намечались различимые на глаз совокупности растительных сообществ, соответствующие основным урочищам поймы, а затем 50 описаний распределялись пропорционально площадям этих совокупностей. Для каждой совокупности проводились описания почвенных разрезов и прикопок при общем количестве не менее 10 на ключ. Таким образом, на 12 ключах получено свыше 500 описаний. Результаты химического анализа почвенных образцов послужат поводом для специального сообщения о почвах долины реки.

Поскольку полученная выборка не является строго репрезентативной и недостаточна по объему для строгой статистической характеристики, при обработке был использован метод сводных таблиц.

[1] В обследовании приняли участие студенты Улан-Баторского сельскохозяйственного института Урьдынбиш и Д. Цого. В обработке материалов принимала участие Л. И. Онищенко. Работа выполнена под руководством Б. М. Миркина. Авторы выражают благодарность А. К. Скворцову за определение ив, Н. Н. Цвелеву за определение злаков, Т. В. Егоровой за определение осок и З. М. Назировой за определение мхов.

I. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ

На рис. 1 показана географическая привязка ключей, где выполнялись описания растительности, а на рис. 2 (*см. вклейку*) — характеристика наиболее существенных компонентов пойменного ландшафта, определяющих особенности того или иного отрезка долины.

Нетрудно видеть, что количество осадков меняется от 400 и более мм в год у истоков до 100 мм в год в районе оз. Улан-Нур, а средняя температура июля соответственно от 15° до 20°.

Характеристики поймы, связанные с геологической деятельностью водного потока, не менее разнообразны. В своих истоках Онгийн-Гол течет подземным руслом под толщей так называемого перлювия (обломочного материала, доставленного в долину гравитационными силами). Перлювий является основной геологической фацией, участвующей в сложении «пойменной» террасы на первых 20—25 км. На перлювии возникает своеобразный тип маломощных и заторфованных почв мерзлотно-лугового типа. По мере увеличения мощности потока к перлювиальным фациям начинает примешиваться грубый русловой аллювий, постепенно вытесняющий перлювий из состава донных отложений. Одновременно нарастает мощность пойменного аллювия, слагаемого песком и суглинком. При этом пойменный аллювий локализуется в виде полос, образуя своеобразные комплексы с выходами руслового аллювия. Это явление весьма характерно и для других пойм МНР и было названо нами проточно-сегментной поймой (Кашапов и др., 1971).

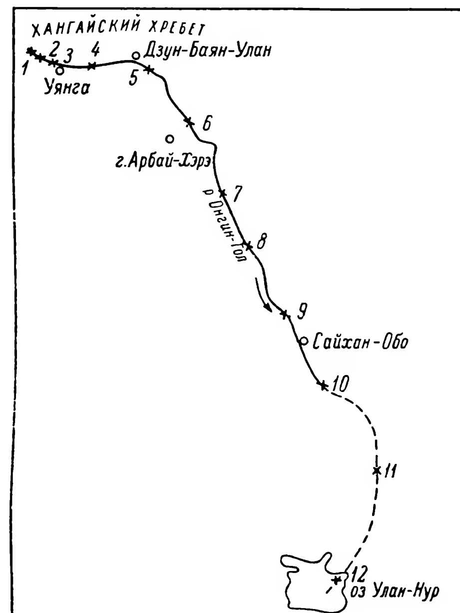


Рис. 1. Схема расположения ключей (№№ *1—12*) в пойме р. Онгийн-Гол.

Особенностью этого типа пойменной террасы является периодическое, в период паводка, функционирование множества второстепенных русел, что проявляется на фоне слабого меандрирования основного постоянного русла. Процесс нарастания мощности пойменного суглинистого аллювия продолжается вплоть до г. Арбай-Хэрэ (аймачного центра), а затем начинает затухать. На смену суглинистым отложениям, влекомым рекой с Хангая, приходят песчаные фации, поставляемые в пойму с окружающих пространств. Последний геологический процесс (принос песчаных эоловых отложений) и формирование эолово-аллювиальных отложений (когда на смену аллювиальному процессу в период паводка приходят отложения эоловых песков в летний период) играет существенную роль в образовании пойменной террасы Онгийн-Гола (особенно в нижнем ее течении). В общем плане формирование этих отложений должно рассматриваться как вариант взаимодействия пойменных и материковых факторов, что хорошо изучено применительно к поймам умеренной полосы (Бронзов, 1928; Еленевский, 1936). Заканчивая краткий обзор природных условий поймы р. Онгийн-Гол, отметим основные типы урочищ, которые формируются на различных отрезках реки и дают возможность рассматривать изменение ее растительности по продольному профилю.

Нами различаются 6 типов урочищ.

1. Заиленные и заторфованные отложения перлювия.

2. Выходы руслового аллювия. По продольному профилю диаметр частиц руслового аллювия не остается постоянным. В верховьях реки (ключи №№ 3, 4) преобладает галька, на последующих ключах в составе этой фации все возрастающую роль играет крупный песок.

3. Влажные лога. Как и следующий, четвертый тип урочищ является характерным элементом проточно-сегментной поймы и характеризуется наиболее благоприятными условиями отложения тонкого пойменного аллювия, на котором формируются оглеенные солончаковатые луговые почвы.

4. Гривы и дренированные местообитания (последние по существу являются плоскими и широкими гривами), возникшие в результате перекрытия пойменным аллювием отложений гальки.

5. Старицы. В целом этот тип урочищ не характерен для Онгийн-Гола, поскольку геологические предпосылки для формирования стариц не проявляются ввиду климатических особенностей территории (там, где пойма достаточно выражена, уже слишком сухо).

6. Аллювиально-эоловые отложения. Особенности этого урочища уже отмечались нами при рассмотрении закономерностей изменений по продольному профилю долины.

II. КОНСПЕКТ ОСНОВНЫХ АССОЦИАЦИЙ ПОЙМЫ Р. ОНГИЙН-ГОЛ[1]

1. Растительность заиленных и заторфованных отложений перлювия (табл. 1, рис. 3)

Условия, благоприятные для формирования древесно-кустарниковой растительности, существуют лишь на высоте выше отметки 2000 м над ур. м., где пойма не развита и растения селятся на перлювии, погребенном под тонким слоем заторфованных отложений. Из древесных и кустарниковых видов в этих условиях можно отметить *Larix sibirica*, *Betula fruticosa*, *Salix pseudopentandra*, *S. caesia*, *S. divaricata*, *S. rhamnifolia*, *S. nummularia*, *Dasiphora fruticosa*, причем обильными бывают только ивы и *Dasiphora fruticosa*,

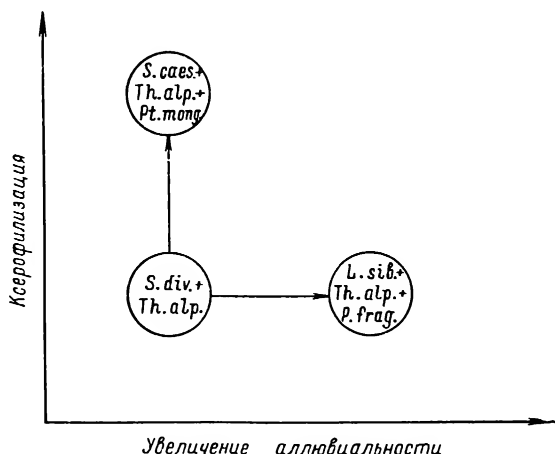


Рис. 3. Экологическая координация ассоциаций растительности заиленных и заторфованных отложений перлювия.

S. div.+Th. alp. — Salix divaricata+Thalictrum alpinum; S. caes.+Th. alp.+Pt. mong. — Salix caesia+Thalictrum alpinum+Ptilagrostis mongolica; L. sib.+Th. alp.+P. frag. — Larix sibirica+Thalictrum alpinum+Potentilla fragarioides.

[1] В соответствии с решениями III Всесоюзного совещания по классификации растительности в Ленинграде (1972) описываемые в этом разделе ассоциации должны рассматриваться как условные, так как они не были изучены на всем ареале их распространения. На этом же основании авторы считают затруднительным выделение классов ассоциаций и других более крупных единиц, и условные ассоциации сгруппированы нами по уже упомянутым типам урочищ, в некоторых случаях дифференцированным в позональном разрезе. В таблицы включены виды, присутствующие хотя бы в одной ассоциации с постоянством выше 20%. Для каждого вида в числителе показаны квартили проективного покрытия, выраженного в пятибалльной системе (1 балл — до 5%, 2 — 5—15%, 3 — 16—25%, 4 — 26—50%, 5 — более 50), и средние значения — медианы, а в знаменателе — классы постоянства видов (I класс — 100%, II — 99—80%, III — 79—50%, IV — 49—20%, V — менее 20%). Виды V класса постоянства отмечены значком «+». В соответствии с принятой нами системой (Миркин, 1968, 1971), все виды, вошедшие в название ассоциации, соединяются значком «+», устойчивые доминанты подчеркиваются сплошной чертой, неустойчивые — прерывистой, а детерминанты не подчеркиваются.

ТАБЛИЦА 1

Растительность заиленных и заторфованных отложений перлювия

Показатели	Ассоциации		
	Salix caesia + Thalictrum alpinum + Ptilagrostis mongolica	Salix divaricata + Thalictrum alpinum	Larix sibirica + Thalictrum alpinum + Potentilla fragarioides
Квартили и медиана проективного покрытия	80—100/90	50—80/60	90—100/95
Квартили и медиана видовой насыщенности	14—25/21	13—18/15	21—30/25
Число описаний	31	19	13
Номера ключей	1.2	1	1
Вид			
1. *Salix pseudopentandra* Flod.	+	—2/1 III	—1/0 IV
2. *S. caesia* Vill.	—1/1 III	+	—
3. *S. divaricata* Pall.	+	—2/1 III	—
4. *Carex orbicularis* Boott	1—5/3 II	—3/0 IV	—1/1 III
5. *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.	—2/1 III	1—1/1 II	1—3/2 I
6. *Sanguisorba officinalis* L.	—1/1 III	—1/0 IV	1—2/1 I
7. *Thalictrum alpinum* L.	1—III II	—1/1 III	—1/1 III
8. *Polygonum viviparum* L.	1—2/1 II	—1/1 III	—1/0 IV
9. *Allium schoenoprasum* L.	—1/0 IV	1—1/1 II	—1/1 III
10. *Euphrasia tatarica* Fisch.	—1/1 III	—1/0 IV	—1/0 IV
11. *Conioselinum vaginatum* (Spreng.) Thell.	—1/0 IV	—1/0 IV	—1/1 III
12. *Carex melanantha* C. A. Meyer	—1/0 IV	—1/0 IV	—1/0 IV
13. *Kobresia bellardii* (All.) Degl.	—3/0 III	+	—1/0 IV
14. *Carex karoi* (Freyn) Freyn	—2/1 II	+	—1/1 III
15. *Halenia corniculata* (L.) Cornaz	—1/0 IV	+	—1/1 III
16. *Gentiana squarrosa* Ledeb.	—1/0 III	—	—1/0 IV
17. *Saxifraga hirculus* L.	—1/0 IV	+	—1/0 IV
18. *Artemisia mongolica* Fisch.	—1/0 IV	+	—1/0 IV
19. *Ptilagrostis mongolica* (Turcz.) Griseb.	1—2/1 II	+	—1/0 IV
20. *Campanula silenifolia* Fisch.	—1/0 IV	+	—1/0 IV
21. *Parnassia palustris* L.	1—1/1 II	+	—
22. *Carex enervis* C. A. Meyer	—2/1 III	+	—

Показатели	Ассоциации		
	Salix caesia + Thalictrum alpinum + Ptilagrostis mongolica	Salix divaricata + Thalictrum alpinum	Larix sibirica + Thalictrum alpinum + Potentilla fragarioides
23. *C. microglochin* Wahl.	—2/1 III	+	+
24. *Agrostis trinii* Turcz.	—1/1 III	+	+
25. *Ranunculus pulchellus* C. A. Meyer	—1/0 IV	—	—
26. *Pedicularis tristis* L.	—1/0 IV	+	—
27. *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.	—1/0 IV	+	—
28. *Juncus triglumis* L.	—1/0 IV	+	—
29. *Pedicularis longiflora* Rud.	—1/0 IV	—	—
30. *Ranunculus pedatifidus* Sm.	—1/0 IV	—	—
31. *Carex atrofusca* Schkuhr	—1/0 IV	—	—
32. *Primula farinosa* L.	—1/0 IV	—	—
33. *Potentilla anserina* L.	—1/1 III	—1/0 IV	+
34. *Equisetum arvense* L.	—1/0 IV	—1/0 IV	+
35. *Festuca pseudosulcata* Drob.	—1/0 IV	—1/0 IV	—
36. *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin.	+	—2/0 III	+
37. *Galium boreale* L.	+	—1/0 IV	+
38. *Carex norvegica* Retz.	+	—1/0 IV	+
39. *Stellaria graminea* L.	+	—1/0 IV	—1/0 IV
40. *Sedum aizoon* L.	—	—1/0 IV	—1/0 IV
41. *Artemisia laciniata* Willd.	+	—	1—2/1 L
42. *Potentilla fragarioides* L.	+	—	1—1/1 II
43. *Galium verum* L..	+	—	—1/1 II
44. *Thalictrum petaloideum* L.	—	—	—1/1 III
45. *Libanotis seselioides* (F. et M.) Turcz.	—1/0 IV	+	—1/1 III
46. *Elymus sibiricus* L.	—	—	—1/1 III
47. *Kobresia filifolia* (Turcz.) Clarke	+	—	—3/0 IV
48. *Zerna pumpelliana* (Scribn.) Tzvel.	+	—	—2/0 IV

Показатели	Ассоциации		
	Salix caesia+Thalictrum alpinum+Ptilagrostis mongolica	Salix divaricata + Thalictrum alpinum	Larix sibirica + Thalictrum alpinum + Potentilla fragarioides
49. *Gentiana macrophylla* Pall.	+	—	$\frac{-1/0}{IV}$
50. *Polygonum alopecuroides* Turcz.	+	—	$\frac{-1/0}{IV}$
51. *Hierochloë glabra* Trin.	—	—	$\frac{-1/0}{IV}$
52. *Bupleurum scorzonerifolium* Willd. . . .	—	—	$\frac{-1/0}{IV}$
53. *Polygonum angustifolium* Pall.	+	+	$\frac{-1/0}{IV}$
54. *Pedicularis rubens* Steph.	+	+	$\frac{-1/0}{IV}$
55. *Poa subfastigiata* Trin.	—	—	$\frac{-1/0}{IV}$
56. *Rumex thyrsiflorus* Fingerh.	+	+	$\frac{-1/0}{IV}$
57. *Delphinium cheilanthum* Fisch.	—	—	$\frac{-1/0}{IV}$
58. *Vicia megalotropis* Ledeb.	—	—	$\frac{-1/0}{IV}$

а *Larix sibirica* и *Betula fruticosa* — единичны. После обработки описаний выделены 3 ассоциации.

1. Асс. Salix caesia+Thalictrum alpinum+Ptilagrostis mongolica. Разреженные ивняки на заиленном перлювии.

2. Асс. Salix divaricata+Thalictrum alpinum. Более сомкнутые заросли ив в условиях меньшего заиления перлювия.

3. Асс. Larix sibirica+Thalictrum alpinum+Potentilla fragarioides. Разреженные лиственнички с редким подлеском из ив и травянистым ярусом, сочетающим высокогорные и луговые элементы.

Условия перлювиальных отложений, где участки открытого перлювия чередуются с заиленными и заторфованными, сделали невозможным существование сплошного мохового покрова и обусловили разнообразие видового состава мхов в сообществах рассмотренных ассоциаций. Найдены следующие мхи: *Paraleucobryum enerve* (Thed.) Loeske, *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Funaria hydrometrica* Hedw., *Campylium protensum* (Brid.) Kindb., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Sanionia incinata* (Hedw.) Loeske, *Syntrichia ruralis* (Hedw.) Brid., *Tortella tortuosa* (Hedw.) Limpr.

2. Растительность выходов руслового аллювия (табл. 2, рис. 4)

При обработке описаний растительности сообществ выходов руслового аллювия достаточно четко прослеживалась зависимость их состава от преобладающего диаметра частиц аллювия и зонального положения.

Нами выделено 4 ассоциации. Некоторые из них представлены лишь на одном ключе, в то время как другие отмечены на двух и даже трех ключах. Эти сообщества характеризуются несформировавшимся составом, открыты и поэтому здесь мало видов с высоким постоянством. По этой причине ассоциации выходов руслового аллювия в большей мере условны,

ТАБЛИЦА 2

Растительность выходов руслового аллювия

Показатели	Ассоциации			
	Euphrasia tatarica + Poa tibetica	Orostachys spinosa + Poa attenuata	Orostachys spinosa + Allium polyrhizum	Bassia dasyphylla + Glaux maritima
Квартили и медиана проективного покрытия	30—40/30	30—50/40	30—50/40	30—50/40
Квартили и медиана видовой насыщенности	10—14/10	14—19/17	12—19/16	11—19/15
Число описаний	11	40	19	25
Номера ключей	3	4—6	7—8	9—11
Вид				
1. *Carex duriuscula* C. A. Meyer	—1/0 IV	—4/1 II	1—2/1 II	—1/0 IV
2. *Artemisia sieversiana* Willd.	1—2/1 II	+	—1/1 III	—1/1 III
3. *A. mongolica* Fisch.	1—2/2 II	—1/0 IV	+	—1/1 III
4. *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.	+	—1 IV	—2/1 III	—1/1 III
5. *Potentilla dealbata* Bunge	1—1/1 III	—1/0 IV	—1/0 IV	
6. *P. anserina* L.	—1/0 III	+	+	—1/0 III
7. *Puccinellia hauptiana* (Krecz.) Kitag.	—1/1 IV	+	—	—1/1 IV
8. *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link	1—1/1 III	—1/0 IV	+	—1/0 IV
9. *Salsola ruthenica* Iljin	—	—1/0 IV	—1/0 IV	—1/1 III
10. *Artemisia palustris* L.	—	—1/0 IV	—	—1/0 IV
11. *Polygonum aviculare* L.	+	—1/0 IV	+	—1/0 III
12. *Plantago depressa* Willd.	—	—1/0 IV	+	—1/0 III
13. *Euphrasia tatarica* Fisch.	1—1/1 II	+	—	—
14. *Festuca venusta* St.-Yves.	—1/1 III	+	—	—
15. *Draba nemorosa* L.	—1/0 IV	+	—	—
16. *Poa tibetica* Munro ex Stapf.	1—1/1 II	—	—	+
17. *Senecio dubius* Ledeb.	—1/0 IV	—	—	—
18. *Poa attenuata* Trin.	—1/0 IV	—2/1 II	—	—
19. *Trifolium eximium* Steph. ex DC.	—1/0 IV	—1/0 IV	+	—
20. *Koeleria cristata* (L.) Pers.	—1/0 IV	—1/0 IV	—	—
21. *Artemisia macrocephala* Jacq.	—	—1/0 IV	—	—

Показатели	Ассоциации			
	Euphrasia tatarica + Poa tibetica	Orostachys spinosa + Poa attenuata	Orostachys spinosa + Allium polyrrhizum	Bassia dasyphylla + Glaux maritima
22. *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Meyer	—	$\frac{-3/2}{\text{III}}$	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	
23. *Thymus serpyllum* L.	—	$\frac{-2/1}{\text{III}}$	$\frac{-4/2}{\text{III}}$	—
24. *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge	+	$\frac{-1/1}{\text{III}}$	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	+
25. *Potentilla bifurca* L.	+	$\frac{-1/1}{\text{III}}$	$\frac{-1/1}{\text{II}}$	+
26. *Dracocephalum foetidum* Bunge	—	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	+
27. *Agropyron cristatum* (L.) Beauv.	—	$\frac{-1/1}{\text{III}}$	$\frac{1-1/1}{\text{III}}$	—
28. *Dontostemon integrifolius* (L.) C. A. M.	—	$\frac{-1/1}{\text{III}}$	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	—
29. *Iris lactea* Pall.	—	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	$\frac{-1/1}{\text{III}}$	+
30. *Artemisia commutata* Bess. .	—	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	$\frac{-1/1}{\text{III}}$	+
31. *Potentilla strigosa* Pall. . .	—	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	$\frac{-1/1}{\text{III}}$	—
32. *Allium bidentatum* Fisch. . .	—	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	$\frac{-1/1}{\text{III}}$	—
33. *Heteropappus hispidus* (Thunb.) Less.	—	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	+
34. *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng.	—	+	$\frac{-1/0}{\text{III}}$	—
35. *Allium mongolicum* Regel . .	—	—	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	+
36. *Stipa* gg[1]	—	—	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	+
37. *Ptilotrichum canescens* C. A. Meyer	—	—	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	—
38. *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz.	—	+	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	—
39. *Bupleurum bicaule* Helm. . .	—	+	$\frac{-1/0}{\text{III}}$	—
40. *Allium polyrrhizum* Turcz.	—	—	$\frac{-2/1}{\text{III}}$	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$
41. *Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi	—	+	$\frac{-1/0}{\text{IV}}$	$\frac{-1/1}{\text{IV}}$
42. *Chenopodium glaucum* L. . .	—	+	+	$\frac{-1/1}{\text{IV}}$

[1] Знаком «gg» обозначены ковыльки из ряда *Barbatae*: *Stipa glareosa* P. Smirn. и *St. gobica* Roshev., *St. klemenzii* Roshev., которые авторы не смогли различить ввиду поздних сроков обследования (отсутствовали генеративные побеги).

Показатели	Ассоциации			
	Euphrasia tatarica + Poa tibetica	Orostachys spinosa + Poa attenuata	Orostachys spinosa + Allium polyrrhizum	Bassia dasyphylla + Glaux maritima
43. *Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr.	—	—	—	—1/1 / III
44. *Glaux maritima* L.	+	—	—	—1/0 / III
45. *Plantago major* L.	+	—	—	—1/0 / IV
46. *Agrostis mongholica* Roshev.	—	—	—	—1/0 / IV
47. *Melilotus suaveolens* Ledeb.	—	—	—	—1/0 / IV
48. *Oxytropis glabra* (Lam.) DC.	—	—	—	—1/0 / IV
49. *Suaeda corniculata* (C. A. Meyer) Bunge	—	—	+	—1/0 / IV
50. *Bassia dasyphylla* (Fisch. et Meyer) Kuntze	—	—	+	—1/0 / IV
51. *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski	—	+	+	—1/0 / IV
52. *Astragalus adsurgens* Pall.	—	+	+	—1/0 / IV
53. *Halerpestes salsuginosa* (Pall.) Greene	+	—	—	—1/0 / IV
54. *Corispermum mongolicum* Iljin	—	—	+	—1/0 / IV
55. *Atriplex sibirica* L.	—	—	—	—1/0 / IV

чем ассоциации других урочищ. Поскольку полная характеристика выделенных ассоциаций дана в табл. 2, ограничимся лишь краткими комментариями.

4. Асс. Euphrasia tatarica+Poa tibetica. На участке долины, охарактеризованном третьим ключом, фации руслового аллювия выражены еще недостаточно и имеют малую мощность и потому там наблюдаются лучшие условия увлажнения; в составе встреченных видов мы находим преимущественно луговые элементы.

5. Асс. Orostachys spinosa+Poa attenuata. Сообщества, близкие к луговым петрофитным степям с весьма характерным набором видов.

6. Асс. Orostachys spinosa+Allium polyrrhizum. Сообщества, сочетающие виды петрофитных луговых степей и опустыненных степей.

7. Асс. Bassia dasyphylla+Glaux maritima. Солончаковатые сорнотравные сообщества на песчано-галечном засоляющемся аллювии.

3. Растительность влажных логов (табл. 3, рис. 5)

Влажные лога широко распространены на всем протяжении поймы, начиная с высоты 2150 м над ур. м. Их классификация оказалась особенно сложной, поскольку наряду с прогрессирующим засолением (при движении вниз по долине реки) большую роль играют местные условия —

ТАБЛИЦА 3

Растительность влажных логов

Показатели	Ассоциации						
	Halerpestes salsuginosa + Thalictrum alpinum	Halerpestes salsuginosa	Halerpestes salsuginosa + Beckmannia syzigachne	Halerpestes salsuginosa + Elymus dahuricus	Halerpestes salsuginosa + Triglochin maritima	Halerpestes ruthenica + Calamagrostis epigeios	Halerpestes ruthenica + Chloris virgata
Квартили и медиана проективного покрытия	85—100/90	90—100/95	100—100/100	60—90/65	100—100/100	60—100/90	50—60/60
Квартили и медиана видовой насыщенности	18—25/20	18—23/20	21—25/24	18—27/24	18—19/18	11—18/15	10—16/12
Количество описаний	46	49	5	14	6	46	19
Номера ключей	2—4	3—7	7	7	8	8—11	8—12
Вид							
1. *Carex enervis* C. A. Meyer	$\frac{-4/2}{II}$	$\frac{1-3/2}{II}$	+	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{2-3/3}{I}$	$\frac{-2/0}{IV}$	$\frac{1-2/2}{II}$
2. *Potentilla anserina* L.	$\frac{-2/1}{II}$	$\frac{1-3/1}{II}$	$\frac{2-2/2}{I}$	$\frac{1-3/2}{II}$	$\frac{1-2/2}{I}$	$\frac{1-3/1}{II}$	$\frac{1-2/1}{II}$
3. *Halerpestes salsuginosa* (Pall.) Greene	+	$\frac{-2/1}{III}$	$\frac{2-3/3}{II}$	$\frac{1-3/1}{II}$	$\frac{2-2/2}{I}$	—	—
4. *Carex orbicularis* Boott	$\frac{-4/2}{II}$	$\frac{-3/1}{III}$	$\frac{3-3/3}{I}$	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-2/2}{III}$	+	—
5. *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{1-2/1}{II}$	$\frac{1-1/1}{I}$	$\frac{1-1/1}{I}$	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-2/1}{III}$	$\frac{-2/2}{II}$
6. *Blysmus sinocompressus* Tang et Wang	—	$\frac{-2/0}{IV}$	$\frac{1-2/2}{I}$	+	$\frac{1-3/3}{I}$	+	—
7. *Iris lactea* Pall.	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-2/1}{III}$	—	$\frac{2-4/2}{I}$	—	$\frac{-2/0}{IV}$	$\frac{1-2/1}{II}$
8. *Juncus salsuginosus* Turcz.	$\frac{-4/1}{III}$	$\frac{-1/1}{III}$	—	$\frac{-1/1}{II}$	$\frac{1-1/1}{III}$	$\frac{-1/0}{IV}$	+
9. *Glaux maritima* L.	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{1-1/1}{I}$	$\frac{1-1/1}{II}$	$\frac{1-1/1}{II}$	$\frac{0-1/1}{III}$	+
10. *Gentiana squarrosa* Ledeb.	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{1-1/1}{I}$	+	—
11. *Plantago depressa* Willd.	+	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{1-1/1}{I}$	$\frac{1-1/1}{II}$	—	$\frac{-1/0}{IV}$	+

12. *Taraxacum* sp.	+	—	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-1/1}{II}$	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-2/1}{II}$
13. *Festuca rubra* L.	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-1/0}{IV}$	—	+	—
14. *Equisetum arvense* L.	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/0}{IV}$	+	$\frac{-1/0}{IV}$	—	$\frac{-1/0}{IV}$	—
15. *Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr.	+	+	—	$\frac{1-2/1}{I}$	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-1/1}{II}$	—
16. *Triglochin palustris* L.	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/1}{III}$	—	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-1/0}{IV}$	—
17. *Poa subfastigiata* Trin.	$\frac{-1/0}{IV}$	+	$\frac{-1/0}{IV}$	—	$\frac{-1/0}{IV}$	+	+
18. *Poa tibetica* Munro ex Stapf	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/0}{IV}$	+	—	$\frac{-1/0}{IV}$	+
19. *Cirsium esculentum* C. A. Meyer	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-2/1}{III}$	+	$\frac{1-1/1}{II}$	$\frac{-1/0}{IV}$	+	—
20. *Potentilla dealbata* Bunge	+	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{1/1}{III}$	—	+	+
21. *Astragalus adsurgens* Pall.	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/0}{IV}$	—	$\frac{-1/1}{III}$	+	+	+
22. *Ranunculus pulchellus* C. A. Meyer	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-1/1}{I}$	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/1}{III}$	—	—
23. *Carex karoi* Freyn	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/0}{IV}$	—	$\frac{-1/0}{IV}$	—	—	—
24. *Polygonum viviparum* L.	$\frac{-2/1}{II}$	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{1-1/1}{I}$	—	—	—	—
25. *Agrostis trinii* Turcz.	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{1-1/1}{I}$	+	—	—	—
26. *Thalictrum alpinum* L.	$\frac{-1/1}{III}$	—	—	—	—	—	—
27. *Euphrasia tatarica* Fisch.	$\frac{-1/1}{III}$	+	—	—	—	—	—
28. *Pedicularis longiflora* Rud.	$\frac{-1/1}{III}$	+	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Показатели	Ассоциации						
	Halerpestes salsuginosa + Thalictrum alpinum	Halerpestes salsuginosa	Halerpestes salsuginosa + Beckmannia syzigachne	Halerpestes salsuginosa + Elymus dahuricus	Halerpestes salsuginosa + Triglochin maritima	Halerpestes ruthenica + Calamagrostis epigeios	Halerpestes ruthenica + Chloris virgata
29. *Saxifraga hirculus* L.	$\frac{-1/0}{IV}$	—	—	—	—	—	—
30. *Kobresia bellardii* (All.) Degl.	$\frac{-1/0}{IV}$	—	—	—	—	—	—
31. *Juncus triglumis* L.	$\frac{-1/0}{IV}$	—	—	—	—	—	—
32. *Carex atrofusca* Schkuhr	$\frac{-1/0}{IV}$	—	—	—	—	—	—
33. *C. microglochin* Wahl.	$\frac{-2/0}{IV}$	—	—	—	—	—	—
34. *Parnassia palustris* L.	$\frac{-1/1}{II}$	$\frac{-1/0}{IV}$	—	—	—	—	—
35. *Sanguisorba officinalis* L.	$\frac{-1/1}{III}$	$\frac{-1/0}{IV}$	—	—	—	—	—
36. *Kobresia filifolia* (Turcz.) Clarke	$\frac{-2/0}{IV}$	$\frac{-3/0}{IV}$	—	—	—	—	—
37. *Ranunculus pedatifidus* Sm.	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/0}{IV}$	+	—	—	—	—
38. *Trifolium eximium* Steph.	+	$\frac{-1/0}{IV}$	—	+	—	—	—
39. *Poa pratensis* L.	+	$\frac{-1/0}{IV}$	—	+	—	—	—
40. *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{1-1/1}{II}$	—	—	—	—
41. *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fernald	—	—	$\frac{1-2/2}{II}$	—	+	+	—
42. *Polygonum hydropiper* L.	—	—	$\frac{1-1/1}{II}$	—	+	+	—

43. *Hippuris vulgaris* L.	—	—	$\frac{-1/0}{IV}$	—	+	—	—
44. *Ranunculus sceleratus* L.	—	—	$\frac{-1/0}{IV}$	—	—	—	—
45. *Pedicularis palustris* L.	+	—	$\frac{-1/0}{IV}$	—	—	—	—
46. *Calamagrostis macilenta* (Griseb.) Litv.	+	+	+	$\frac{-1/1}{II}$	—	+	+
47. *Artemisia laciniata* Willd.	$\frac{-1/0}{IV}$	$\frac{-1/0}{IV}$	—	$\frac{1-1/1}{II}$	—	+	—
48. *Saussurea amara* (L.) DC.	—	+	—	$\frac{-1/1}{III}$	—	+	—
49. *Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb.	—	+	—	$\frac{1-1/1}{II}$	—	+	+
50. *Bupleurum bicaule* Helm.	—	—	—	$\frac{-1/0}{IV}$	—	—	+
51. *Artemisia commutata* Bess.	—	+	—	$\frac{-1/0}{IV}$	—	+	+
52. *Potentilla strigosa* Pall.	—	—	—	$\frac{-1/0}{IV}$	—	—	—
53. *Elymus sibiricus* L.	—	—	—	$\frac{-2/0}{IV}$	—	—	—
54. *Carex duriuscula* C. A. Meyer	+	—	—	$\frac{-1/0}{IV}$	—	+	+
55. *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.	—	+	—	$\frac{-1/1}{III}$	—	$\frac{-1/0}{IV}$	+
56. *Agropyron repens* (L.) Beauv.	—	+	—	$\frac{-1/0}{IV}$	—	$\frac{-1/0}{IV}$	+
57. *Trichophorum pumilum* (Vahl) Schinz et Thell.	—	+	+	+	$\frac{1-2/2}{II}$	—	—
58. *Heleocharis intersita* Zinserl.	—	—	$\frac{-1/0}{IV}$	—	$\frac{-2/2}{III}$	+	—

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Показатели	Ассоциации						
	Halerpestes salsuginosa + Thalictrum alpinum	Halerpestes salsuginosa	Halerpestes salsuginosa + Beckmannia syzigachne	Halerpestes salsuginosa + Elymus dahuricus	Halerpestes salsuginosa + Triglochin maritima	Halerpestes ruthenica + Calamagrostis epigeios	Halerpestes ruthenica + Chloris virgata
59. *Agrostis mongholica* Roshev.	+	—1/0 / IV	+	—	1—2/2 / I	—4/1 / III	—
60. *Triglochin maritima* L.	+	—	—	—	1—2/2 / I	—1/0 / IV	+
61. *Oxytropis glabra* (Lam.) DC.	+	+	—	—	1—2/1 / I	—2/1 / III	—1/0 / IV
62. *Plantago major* L.	—	—	—	—	+	—1/1 / III	+
63. *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth	—	+	—	—	—	—1/1 / III	—
64. *Melilotus suaveolens* Ledeb.	—	—	—	—	—	—1/1 / III	—
65. *Halerpestes ruthenica* (Jacq.) Ovcz.	—	—	+	+	+	1—3/1 / II	—1/1 / III
66. *Inula britannica* L.	+	+	—	—	+	—1/1 / III	—1/0 / IV
67. *Artemisia mongolica* Fisch.	+	+	—	—	+	—1/1 / III	—1/0 / IV
68. *Phragmites communis* Trin.	+	+	—	—	—	—1/0 / IV	1—2/1 / II
69. *Suaeda corniculata* (C. A. Meyer) Bunge	—	—	—	—	—	+	—1/1 / III
70. *Chloris virgata* Sw.	—	—	—	—	—	—	—1/1 / III
71. *Chenopodium album* L.	—	—	—	—	—	—	—1/0 / IV

периодические просыхание и промывание. Кроме того, в низовьях реки существенно сказывается опесчанивание пойменного аллювия.

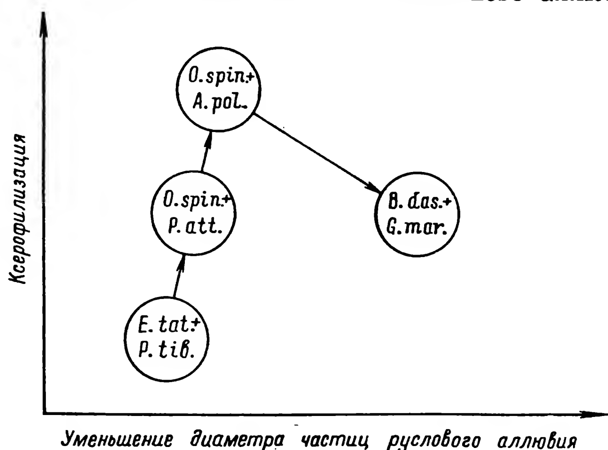


Рис. 4. Экологическая координация ассоциаций растительности выходов руслового аллювия.

E. tat.+P. tib. — Euphrasia tatarica+Poa tibetica; O. spin.++P. att. — Orostachys spinosa+Poa attenuata; O. spin.+A. pol. — Orostachys spinosa+Allium polyrrhizum; B. das.+G. mar. — Bassia dasyphylla+Glaux maritima.

Не имея возможности дать даже краткую характеристику выделенных ассоциаций, которые приведены в табл. 3 и в схеме на рис. 5, укажем лишь их названия.

8. Асс. Halerpestes salsuginosa+Thalictrum alpinum.

9. Асс. Halerpestes salsuginosa.

10. Асс. Halerpestes salsuginosa+Beckmannia syzigachne.

11. Асс. Halerpestes salsuginosa+Elymus dahuricus.

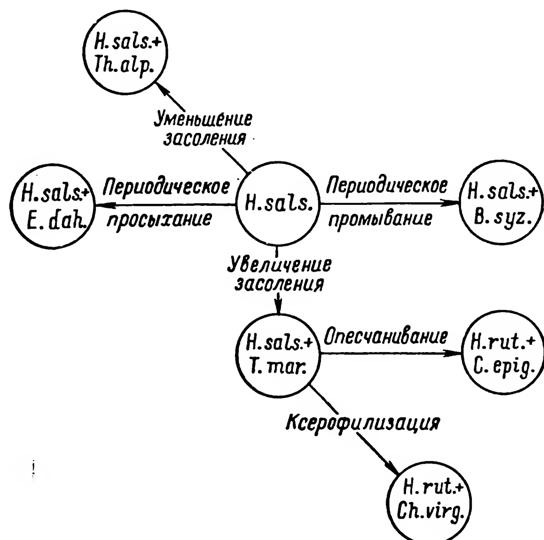


Рис. 5. Экологическая координация растительности влажных логов.

H. sals. — Halerpestes salsuginosa; H. sals.+Th. alp. — Halerpestes salsuginosa+Thalictrum alpinum; H. sals.+E. dah. — Halerpestes salsuginosa+Elymus dahuricus; H. sals.+B. syz. — Halerpestes salsuginosa+Beckmannia syzigachne; H. sals.+T. mar. — Halerpestes salsuginosa+Triglochin maritima; H. rut.+C. epig. — Halerpestes ruthenica+Calamagrostis epigeios; H. rut.+Ch. virg. — Halerpestes ruthenica+Chloris virgata.

12. Асс. Halerpestes salsuginosa+Triglochin maritima.

13. Асс. Halerpestes ruthenica+Calamagrostis epigeios.

14. Асс. Halerpestes ruthenica+Chloris virgata.

4. Растительность грив и дренированных местообитаний с близким подстиланием руслового аллювия (табл. 4, рис. 6)

Для этих урочищ характерны сообщества с господством *Carex duriuscula*, что отмечено не только для поймы р. Онгийн-Гол, но и для пойм р. Толы, Керулена, Орхона, низовьев Тимир-Гола и т. д. Сухие осочники обычно образуют комплекс с влажными луговинами. Выделено три ассоциации для местообитаний этого типа:

ТАБЛИЦА 4

Растительность грив и дренированных местообитаний с близким подстиланием руслового аллювия

Показатели	Ассоциации		
	Carex duriuscula + Leymus chinensis	Carex duriuscula + Heteropappus hispidus	Carex duriuscula + Hordeum brevisubulatum
Квартили и медиана проективного покрытия	30—60/40	100—60/60	40—60/60
Квартили и медиана видовой насыщенности	8—10/8	15—18/16	10—15/13
Число описаний	27	14	41
Номера ключей	4—11	4—5	3—10
Вид			
1. *Carex duriuscula* C. A. Meyer	3—5/4 / I	3—4/3 / I	2—4/3 / I
2. *Potentilla bifurca* L.	—1/1 / III	1—2/1 / I	—2/1 / III
3. *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.	—1/1 / III	—1/1 / III	—1/1 / III
4. *Artemisia commutata* Bess.	—1/1 / III	—1/0 / IV	—1/1 / III
5. *Potentilla dealbata* Bunge	—1/0 / IV	+	—1/1 / III
6. *Chenopodium aristatum* L.	—1/0 / IV	—	+
7. *Artemisia sieversiana* Willd.	—1/0 / IV	—	—
8. *Potentilla strigosa* Pall.	+	1—1/1 / II	+
9. *Artemisia frigida* Willd.	+	—1/1 / III	—
10. *A. scoparia* Waldst. et Kit.	+	—1/1 / III	+
11. *Allium bidentatum* Fisch. ex Prokh.	+	—1/1 / III	+
12. *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz.	—	—1/1 / III	+
13. *Oxytropis glabra* (Lam.) DC.	—	—1/0 / III	+
14. *Allium mongolicum* Regel	—	—1/0 / IV	—
15. *Artemisia laciniata* Willd.	—	—1/0 / IV	+
16. *Allium prostratum* Trev.	+	—1/0 / IV	+
17. *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr.	+	—1/0 / IV	+
18. *Dontostemon integrifolius* (L.) C. A. Meyer	—	—1/0 / IV	+
19. *Arenaria capillaris* Poir.	—	—1/0 / IV	—
20. *Bupleurum bicaule* Helm.	+	1—1/1 / I	—1/0 / IV
21. *Heteropappus hispidus* (Thunb.) Less.	+	1—1/1 / II	—1/0 / IV
22. *Poa attenuata* Trin.	+	1—2/1 / III	—2/0 / IV
23. *Artemisia adamsii* Bess.	—	—2/1 / III	—1/0 / IV

Показатели	Ассоциации		
	Carex duriuscula+Leymus chinensis	Carex duriuscula+Heteropappus hispidus	Carex duriuscula + + Hordeum brevisubulatum
24. *Agropyron cristatum* (L.) Beauv.	—	—1/1 / III	—1/0 / IV
25. *Koeleria cristata* (L.) Pers.	—	—1/1 / III	—1/1 / III
26. *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link	+	+	—1/1 / II
27. *Iris lactea* Pall.	+	+	—1/0 / IV
28. *Artemisia mongolica* Fisch.	+	—	—1/0 / IV
29. *Trifolium eximium* Steph.	—	—	—1/0 / IV
30. *Plantago depressa* Willd.	+	—	—1/0 / IV
31. *Astragalus adsurgens* Pall.	+	—	—1/0 / IV

15. Асс. Carex duriuscula+Leymus chinensis.
16. Асс. Carex duriuscula+Heteropappus hispidus.
17. Асс. Carex duriuscula+Hordeum brevisubulatum.

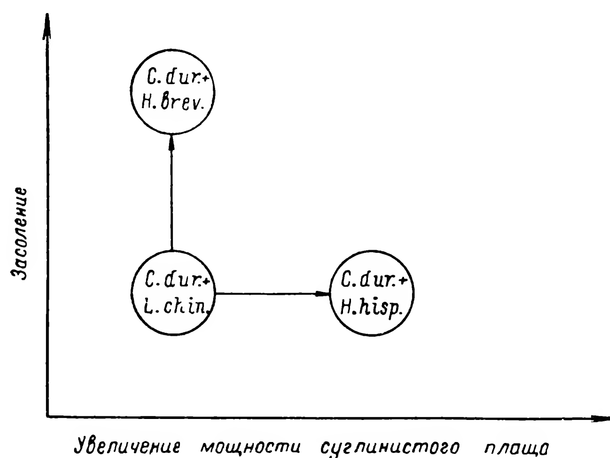


Рис. 6. Экологическая координация ассоциаций растительности грив и дренированных местообитаний с близким подстиланием руслового аллювия.

C. dur.+L. chin. — Carex duriuscula+Leymus chinensis; C. dur.+H. brev. — Carex duriuscula+Hordeum brevisubulatum; C. dur.+H. hisp. — Carex duriuscula+Heteropappus hispidus.

Следует отметить, что асс. № 16 напоминает степи в пойме среднего течения р. Керулен, однако в степных сообществах в пойме р. Онгийн-Гол лишь единично встречаются *Cleistogenes squarrosa*, *Stipa krylovii* и *Artemisia frigida*, составляющие фон пойменных степей среднего течения р. Керулен.

5. Растительность пересыхающих стариц (табл. 5)

Как уже отмечалось, в пойме Онгийн-Гола старицы редки, нами выделена всего одна ассоциация.

18. Асс. Beckmannia syzigachne+Triglochin maritima.

ТАБЛИЦА 5

Растительность пересыхающих стариц

Показатели	Ассоциация Beckmannia syzigachne + Triglochin maritima
Квартили и медиана видовой насыщенности	10—13/11
Квартили и медиана проективного покрытия	50—90/70
Число описаний	14
Номера ключей	2—9
Вид	
1. *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern.	1—2/1 / I
2. *Hippuris vulgaris* L.	1—1/1 / II
3. *Ranunculus natans* C. A. Meyer	1—1/1 / II
4. *Glyceria debilior* (Fr. Schmidt) Kudo	—1/1 / III
5. *Polygonum amphibium* L.	—1/1 / III
6. *Triglochin palustris* L.	—1/1 / III
7. *T. maritima* L.	—1/1 / III
8. *Agrostis trinii* Turcz.	—1/1 / III
9. *Ranunculus sceleratus* L.	—1/0 / IV
10. *Butomus umbellatus* L.	—4/0 / IV
11. *Polygonum nodosum* Pers.	—2/0 / IV
12. *Cicuta virosa* L.	—2/0 / IV
13. *Heleocharis intersita* Zinserl.	—2/0 / IV

Приведенная таблица показывает достаточную пестроту экологического строя сообществ этой ассоциации, что отражает резко переменный водный режим местообитаний.

6. Растительность аллювиально-эоловых местообитаний (табл. 6, рис. 7)

Эоловые процессы начинают играть существенную роль лишь в низовьях Онгийн-Гола, где появляются *Nitraria sibirica* и *Kalidium gracile*. Чиевники среднего течения Онгийн-Гола отнесены к этой группе лишь условно, так как выраженность эоловых про-

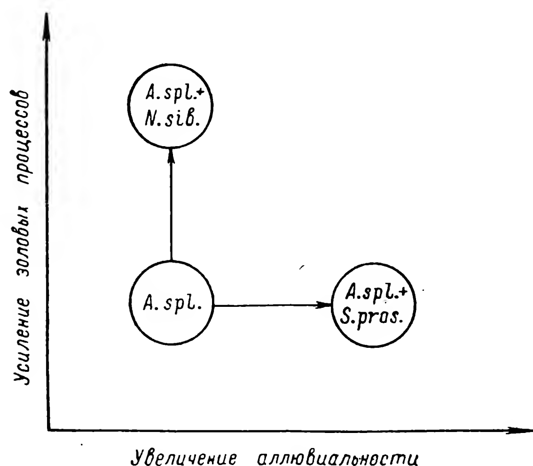


Рис. 7. Экологическая координация ассоциаций растительности аллювиально-эоловых отложений.

A. spl. — Achnatherum splendens; A. spl.+N. sib. — Achnatherum splendens+Nitraria sibirica; A. spl.+S. pros. — Achnatherum splendens+Suaeda prostrata.

ТАБЛИЦА 6

Растительность аллювиально-эоловых местообитаний

Показатели	Ассоциации		
	Achnatherum splendens	Achnatherum splendens + Suaeda prcstrata	Achnatherum splendens + Nitraria sibirica
Квартили и медиана проективного покрытия	60—75/70	30—60/40	30—50/40
Квартили и медиана видовой насыщенности	7—13/9	10—13/11	13—16/14
Число описаний	8	12	19
Номера ключей	7	8—9	9—12
Вид			
1. *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski . .	3—5/4 I	2—3/3 I	2—4/3 I
2. *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.	—1/1 III	—1/1 III	—1/1 III
3. *Artemisia mongolica* Fisch.	—1/0 IV	1—1/1 I	—1/1 III
4. *Oxytropis glabra* (Lam.) DC.	—1/0 IV	1—2/1 II	—1/0 IV
5. *Halerpestes ruthenica* (Jacq.) Ovcz. . . .	—1/0 IV	—1/0 IV	—1/1 IV
6. *Puccinellia tenuiflora* Scribn. et Merr. . .	—1/0 IV	—1/1 III	—1/1 III
7. *Iris lactea* Pall.	—1/0 IV	—2/0 IV	1—1/1 II
8. *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link . .	—1/0 IV	—1/0 IV	—1/0 IV
9. *Phragmites communis* Trin.	—1/0 IV	—3/0 IV	1—2/1 II
10. *Saussurea salsa* (Pall.) Spreng.	—2/1 III	+	—1/1 II
11. *Suaeda corniculata* (C. A. M.) Bunge .	—1/1 IV	—	1—1/1 II
12. *Glaux maritima* L.	—1/0 IV	+	—1/0 IV
13. *Carex duriuscula* C. A. Meyer	—1/0 IV	+	+
14. *Potentilla dealbata* Bunge	—1/0 IV	+	+
15. *Lappula intermedia* (Ledeb.) M. Pop. . .	—1/0 IV	—	+
16. *Chenopodium acuminatum* Willd.	—1/1 III	—	—
17. *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr. .	—1/0 IV	—	—
18. *Bupleurum bicaule* Helm.	—1/0 IV	—	—
19. *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.	—1/0 IV	—	—
20. *Lepidium apetalum* Willd.	—1/0 IV	—	—
21. *Chenopodium vulvaria* L.	—1/0 IV	—	—
22. *Astragalus adsurgens* Pall.	—1/0 IV	—1/0 IV	—
23. *Potentilla bifurca* L.	1—1/1 I	—1/0 IV	+

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

Показатели	Ассоциации		
	Achnatherum splendens	Achnatherum splendens + Suaeda prostrata	Achnatherum splendens + Nitraria sibirica
24. *Leymus secalinus* (Georgi) Tzvel.	—2/0 / IV	—1/0 / IV	—
25. *Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb. . . .	—1/0 / IV	—1/0 / IV	—
26. *Artemisia anethifolia* Web.	—	—1/0 / III	—
27. *Suaeda prostrata* Pall.	—	—1/1 / III	—
28. *Heteropappus hispidus* Less. (Thunb.). . .	+	—1/0 / IV	—
29. *Allium odorum* L.	—	—1/0 / IV	—
30. *Astragalus dahuricus* (Pall.) DC.	—	—1/0 / IV	—
31. *Potentilla anserina* L.	+	—1/0 / IV	—1/1 / III
32. *Atriplex sibirica* L.	—	—1/0 / IV	—1/0 / IV
33. *Nitraria sibirica* Pall.	—	+	1—1/1 / II
34. *Euphorbia discolor* Ledeb.	—	—	—1/1 / II
35. *Carex enervis* C. A. Meyer	—	—	—1/1 / III
36. *Agropyron repens* (L.) Beauv.	+	—	—1/0 / IV
37. *Kalidium gracile* Fenzl	—	—	—1/0 / IV
38. *Lepidium sibiricum* Schweigg.	—	+	—1/0 / IV
39. *Limonium aureum* (L.) Hill	—	—	—1/0 / IV

ТАБЛИЦА 7

Таблица редких видов для поймы р. Онгийн-Гол

Вид	Номера ассоциаций, в которых встречен вид	Номера ключей, где встречен вид
1. *Lonicera altaica* Pall.	2	1
2. *Ribes nigrum* L.	2	1
3. *R. altissimum* Turcz.	2	1
4. *R. rubrum* L.	2	1
5. *Larix sibirica* Ledeb.	2,3	1
6. *Salix rhamnifolia* Pall.	1,2	1,2
7. *S. nummularia* Anderss.	1,2	1,2
8. *Betula fruticosa* Pall.	1,3	1,2
9. *Alopecurus brachystachyus* M. B.	1	1
10. *Myosotis silvatica* Hoffm.	1	1
11. *Achillea asiatica* Serg.	1	1
12. *Peucedanum salinum* Pall.	1	1
13. *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Meyer et Schreb.	1	1
14. *Cortusa altaica* A. Los.	1	1
15. *Veronica incana* L.	1	1

Вид	Номера ассоциаций, в которых встречен вид	Номера ключей, где встречен вид
16. *Pyrethrum changaicum* Krasch. sp. n.	2	1
17. *Pleurospermum uralense* Hoffm.	2	1
18. *Fragaria orientalis* A. Los.	2	1
19. *Trisetum sibiricum* Rupr.	2	1
20. *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.	2	1
21. *Primula nivalis* Pall.	2	1
22. *Carex eleusinoides* Turcz.	2	1
23. *Juncus leucochlamis* Zing. ex V. Krecz.	2	1
24. *Viola rupestris* Schmidt	2	1
25. *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaud.	2	1
26. *Atragene sibirica* L.	2	1
27. *Sedum hybridum* L.	2	1
28. *Astragalus frigidus* (L.) A. Gray	2	1
29. *Rumex acetosella* L.	3	1
30. *Pedicularis uliginosa* Bunge	3	1
31. *Koeleria altaica* (Domin.) Kryl.	3	1
32. *Aster alpinus* L.	3	1
33. *Silene jenisseensis* Willd.	3	1
34.• *Rheum undulatum* L.	3	1
35. *Zerna korotkyi* (Drob.) Nevski	3	1
36. *Achillea asiatica* Serg.	3	1
37. *Geranium pratense* L.	3	1
38. *Oxytropis ambigua* (Pall.) DC.	3	1
39. *Papaver nudicaule* L.	3	1
40. *Gentiana algida* Pall.	3	1
41. *Dianthus superbus* L.	3	1
42. *Melandrium triste* (Bunge) Fenzl	3	1
43. *Poa nemoralis* L.	2, 9	1
44. *Leontopodium leontopodioides* (Willd.) Beauv.	1, 3	1
45. *Viola uniflora* L.	1, 2	1
46. *Astragalus propinquus* Schischk.	1, 2	1
47. *Ranunculus acer* L.	1, 3	1
48. *Carex ledebouriana* C. A. Mey. ex Trev.	1, 8	1
49. *C. caryophyllea* Latourr.	2,3	1
50. *Pedicularis venusta* Schang.	1, 2, 3	1
51. *Trollius asiaticus* C. A. Meyer	1, 2, 3	1
52. *Gentiana barbata* Froel.	1, 4, 6	1, 2,8
53. *Poa palustris* L.	1, 2, 8, 10	1, 2,8
54. *Pedicularis flava* Pall.	1, 9	6
55. *Poa sibirica* Roshev.	2, 3, 8	1,3
56. *Carex dichora* Freyn	1, 2, 3, 8	1,2
57. *Polygonum divaricatum* L.	1, 3, 8	1,2
58. *Ligularia sibirica* (L.) Cass.	1, 2, 3	1,2
59. *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag.	1, 3, 8	1,2
60. *Androsace turczaninovii* Freyn	8, 14	2
61. *Artemisia glauca* Pall.	1	2
62. *Oxyria digyna* (L.) Hill	1	2
63. *Saussurea parviflora* DC.	1	2
64. *Epilobium palustre* L.	8	2
65. *Trifolium lupinaster* L.	8	2
66. *Carex curaica* Kunth	1, 8	2
67. *Saxifraga sibirica* L.	8	2
68. *Pulsatilla bungeana* C. A. Meyer	8	2
69. *Stellaria crassifolia* Ehrh.	8, 9, 17	2, 3, 4, 5, 6
70. *Primula longiscapa* Ledeb.	1, 8, 9	2, 3, 6
71. *Carum carvi* L.	8, 9	2, 6
72. *Draba subamplexicaulis* C. A. Meyer	4	3
73. *Axyris hybrida* L.	8	3
74. *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC.	4	3
75. *Puccinellia macranthera* (Krecz.) Norlindh	9, 17	3, 4, 8
76. *Stellaria dichotoma* L.	4, 5	3, 5
77. *Schizonepeta multifida* (L.) Briq.	5	4
78. *Androsace septentrionalis* L.	5	4
79. *Salsola collina* Pall.	5	4
80. *Eritrichium rupestre* Bunge	5	4
81. *Festuca lenensis* Drob.	5	4
82. *Artemisia dracunculus* L.	16	4
83. *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC.	16	4

Вид	Номера ассоциаций, в которых встречен вид	Номера ключей, где встречен вид
84. *Poa angustifolia* L.	8, 9	4
85. *Stipa krylovii* Roshev.	5, 15, 17	4, 6, 7
86. *Potentilla tanacetifolia* Willd.	5, 15, 16, 17	4, 5, 6
87. *Peucedanum vaginatum* Ledeb.	8, 21	4, 12
88. *Erigeron acer* L.	5, 7, 13	4, 9
89. *Pedicularis striata* Pall.	8, 10	4, 7
90. *Leontopodium ochroleucum* Beauv.	5, 8, 15	4, 5
91. *Potentilla sericea* L.	5, 16	4, 5
92. *Panceria lanata* (L.) Bunge	4, 5	4, 5
93. *Urtica cannabina* L.	5	5
94. *Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link	9	5
95. *Festuca sibirica* Hack. ex Boiss.	17	5
96. *Amaranthus retroflexus* L.	17	5
97. *Carum buriaticum* Turcz.	9, 14	5, 7, 9
98. *Oxytropis filiformis* DC.	5, 7	5, 6, 9
99. *Astragalus laguroides* Pall.	5	6
100. *Potentilla soongorica* Bunge	5	6
101. *Linaria buriatica* Turcz.	5	6
102. *Heleocharis meridionalis* Zinserl.	9	6
103. *Spergularia salina* J. et C. Presl	19	9
104. *Saussurea controversa* DC.	8, 9	6
105. *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph.) K.-Pol.	4, 5, 17	6
106. *Gentiana decumbens* L. f.	9, 11	6, 7
107. *Allium anisopodium* Ledeb.	6	7
108. *Ptilotrichum elongatum* (Steph.) C. A. Mey.	17	7
109. *Suaeda salsa* (L.) Pall.	14	8
110. *Batrachium aquatile* Schrank	18	8
111. *Potamogeton crispus* L.	18	8
112. *Trigonella ruthenica* L.	7	9
113. *Rorippa palustris* (Leyss.) Bess.	7	9
114. *Potentilla multifida* L.	17	9
115. *Carex korshinskyi* Kom.	19	9
116. *Lappula marginata* (M. B.) Gurke	19	9
117. *Salsola pestifera* Nels.	7	9
118. *Eragrostis minor* Host	13,14	9, 12
119. *Potentilla supina* L.	13, 21	9, 12
120. *Lactuca tatarica* C. A. Mey.	7	10
121. *Erodium stephanianum* Willd.	7	10
122. *Artemisia pectinata* Pall.	7	10
123. *Scrophularia incisa* Weinm.	7	10
124. *Carex stenophylloides* V. Krecz.	13	10
125. *Chiazospermum lactiflorum* Kar. et Kir.	6, 15	7, 10
126. *Tribulus terrestris* L.	7, 20	10, 12
127. *Glycyrrhiza uralensis* Fisch.	14	12
128. *Eragrostis pilosa* (L.) Beauv.	14	12
129. *Myricaria alopecuroides* Schrenk	14	12
130. *Convolvulus ammanii* Desr.	19	12
131. *Asparagus gobicum* N. Ivan.	21	12
132. *Halogeton arachnoideus* Moq.	21	12
133. *Peganum nigellastrum* Bunge	21	12
134. *Clematis orientalis* L.	21	12

цессов в них еще весьма слабая. Нами выделены 3 ассоциации с участием чия.

19. Асс. Achnatherum splendens.
20. Асс. Achnatherum splendens+Suaeda prostrata.
21. Асс. Achnatherum splendens+Nitraria sibirica.

В заключение статьи приведем рисунок, иллюстрирующий географические закономерности распределения выделенных ассоциаций по продольному профилю р. Онгийн-Гол (рис. 8), и таблицу, включающую виды, найденные в районе исследования, но не отраженные табл. 1—6 ввиду того, что они встречались в ассоциациях с постоянством ниже 20% (табл. 7). На рисунке выделены геоботанические районы поймы р. Онгийн-Гол, (A, B, C, D), которые отражают структуру растительности и являются пространственным выражением сочетаний сообществ на уровне мезокомбинаций.

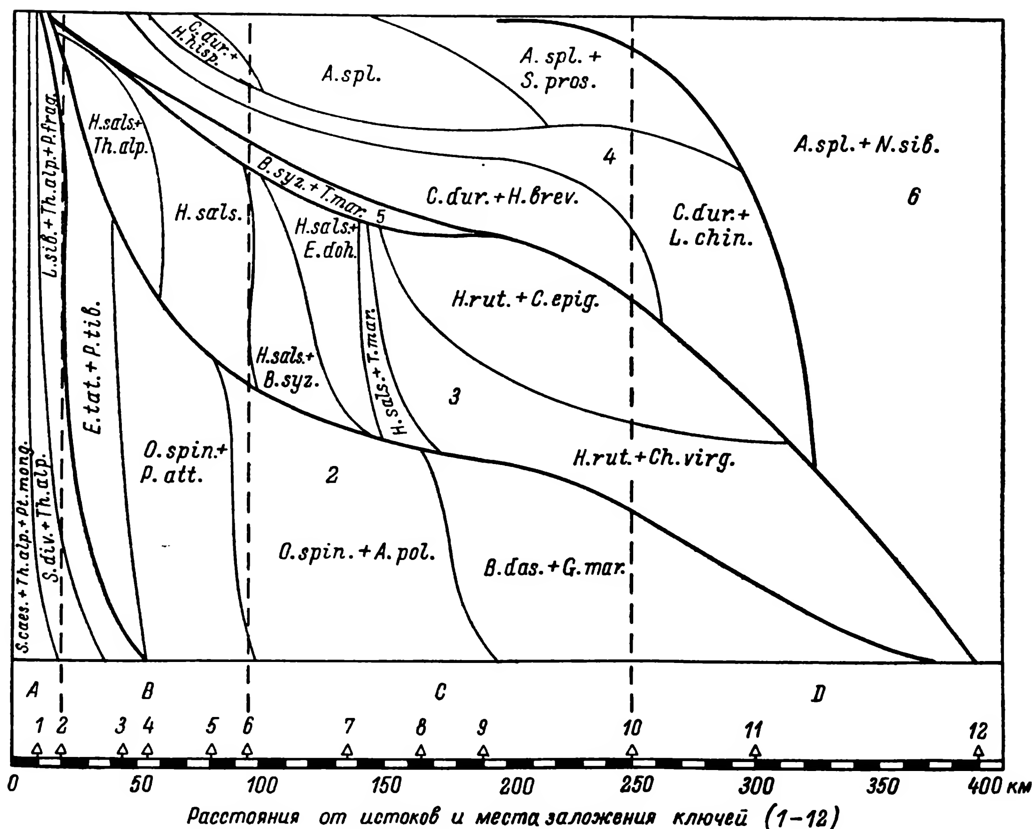


Рис. 8. Закономерности изменения растительности поймы р. Онгийн-Гол по продольному профилю.

Цифрами обозначены основные типы урочищ соответственно рисунку 2. *Буквами* обозначены геоботанические районы поймы: *A* — субальпийская, психрофильная кустарниково-луговая пойма (Salix sp. — Dasiphora fruticosa — Ptilagrostis mongolica-тип); *B* — среднегорная сухостепная лугово-солончаковатая пойма (Halerpestes salsuginosa — Carex duriuscula-тип), *C* — низкогорная опустыненная солончаковатая пойма (Allium polyrrhizum — Suaeda corniculata-тип); *D* — предгорная пустынная пойма (Achnatherum splendens — Nitraria sibirica-тип). *Тонкими линиями* обозначены схематические экоареалы ассоциаций. *Сокращенные названия ассоциаций* даны в соответствии с рис. 3—7.

ЛИТЕРАТУРА

Бронзов А. Я. (1928). О зональных явлениях в пойме р. Иртыш. Изв. Гос. лугов. инст., 4—6. — Еленевский Р. А. (1936). Вопросы изучения и освоения речных пойм. — Кашапов Р. Ш., С. В. Максимович, Б. М. Миркин, В. С. Мухаметшина, Х. Тулгаа, Д. Цаганмаам. (1971). Растительность поймы среднего течения реки Керулен. Бот. ж., 56, 12. — Лавренко Е. М. (1970). Провинциальное разделение центральноазиатской подобласти степной области Евразии. Бот. ж., 55, 12. — Миркин Б. М. (1968). Критерии доминантов и детерминантов при классификации фитоценозов. Бот. ж., 53, 6. — Миркин Б. М. (1971). «Блок-метод» выделения растительных ассоциаций. В сб.: Методы выделения растительных ассоциаций. — Резолюция III Всесоюзного совещания по классификации растительности. (1972). — Цаценкин И. А., А. А. Юнатов. (1951). Естественные кормовые ресурсы Монгольской Народной Республики. Восточная часть Гоби. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, 40. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, 56.

Башкирский филиал Академии наук СССР, Уфа и Советско-Монгольская комплексная биологическая экспедиция.

(Получено 25 V 1972).

SUMMARY

The article presents results of the analysis of the river flood valley vegetation changes along the longitudinal profile. Changes of vegetation are regarded against the background of alluvial faces characteristics, height above the sea level and geographical lattitude. Characteristics of 21 conditional assotiations are given.

УДК 582.261 : 551.46 (47+57)

Н. И. Караева

ОБЗОР РОДА *NAVICULA* BORY В МОРЯХ СССР

N. I. KARAYEVA. THE SURVEY OF THE GENUS *NAVICULA* BORY IN THE U. S. S. R. SEAS

В статье дается обзор рода *Navicula* в морях СССР, его систематического состава, распространения, экологии и др. Выделены доминирующие комплексы для северных и южных морей СССР. Выявлены различия в составе и распределении представителей рода *Navicula* в этих морях. Дана оценка роли рода *Navicula* в микрофитобентосе морей.

Род *Navicula* Bory насчитывает более 2000 видов, значительная часть которых обитает в морях; род имеет большое значение в микрофитобентосе морей, являясь одним из наиболее распространенных его компонентов, причем многие представители рода относятся к числу доминантов. В настоящей статье собраны все данные, опубликованные о роде *Navicula* в морях СССР (за исключением Балтийского), на основе которых представилось возможным сделать обзор рода в этих морях, его состава, распространения, экологии и др. Все литературные данные о роде *Navicula* критически пересмотрены нами в соответствии с современной трактовкой систематической принадлежности и экологии видов. В отношении некоторых планктонных представителей рода — *N. granii* (Jorg.) Gran, *N. membranacea* Cl., *N. septentrionalis* Östr. (non (Grun.) Gran) мы приняли точку зрения Хуштедта (Hustedt, 1959—1966), относящего их в род *Straurooneis* Ehr. Не во всех советских морях бентосные диатомеи, в том числе и род *Navicula* изучены полно. В наибольшей степени род *Navicula* исследован в Баренцевом море (в его западной части), Белом, Японском, Черном и Каспийском морях, для остальных акваторий имеющиеся сведения об этом роде недостаточны.

Для северных морей использовались данные о роде *Navicula*, содержащиеся в работах Клеве (Cleve, 1867 г., 1873 г., 1883 г.), К. С. Мережковского (1878 г.), Клеве и Грунова (Cleve u. Grunow, 1880 г.), Рейнгарда (Reinhard, 1882 г.), Грунова (1884 г.), И. В. Палибина (1903—1906 гг., 1925 г.), Грана (Gran, 1904 г.), Менье (Meunier, 1910 г.), И. А. Киселева (1924 г., 1928 г., 1930 г., 1932 г., 1935 г.), М. М. Забелиной (1930 г., 1931 г., 1936 г., 1939 г., 1946 г.), В. С. Порецкого (1932 г., 1939 г.), М. А. Виркетиса и И. А. Киселева (1933 г.), П. И. Усачева (1935 г., 1938 г., 1946 г., 1947 г., 1949 г., 1961, 1968), П. П. Ширшова (1937 г.), К. И. Мейера (1938 г.), О. С. Короткевич (1960 г.), Хуштедта (Hustedt, 1959—1966), Л. Л. Бондарчук (1968, 1970), М. И. Роухияйнен (1966) и Ю. Е. Петрова (1967).[1]

В Баренцевом море — открытом эпиконтинентальном полносоленом водоеме, в основном арктического характера, роль рода *Navicula* в диатомовой флоре моря велика, представители его в количестве 109 видов

[1] Из цитированных в статье работ в списке литературы приводим лишь опубликованные после 1960 г., остальные имеются в русской и советской библиографии работ, приводимых в списке литературы.

(см. ниже таблицу), составляют более 17% от общего числа диатомей бентоса. Главную роль виды *Navicula* играют в бентосе, но три из них обитают в неритическом планктоне, в заметном количестве развиваясь там весной. Это *N. septentrionalis* (Grun.) Gran, *N. vanhoffenii* Gran и *N. pelagica* Cl. Кроме них, в планктоне отмечаются еще некоторые случайно планктонные виды — *N. directa* W. Sm. var. *directa* и криофилы. Доминируют в бентосе Баренцева моря *N. cancellata* Donk. var. *cancellata*, *N. directa* var. *directa*, а также *N. forcipata* Greg. var. *forcipata*, *N. ammophila* var. *intermedia* Grun. Из редких видов, заслуживающих внимания благодаря своему ограниченному ареалу, можно отметить *N. bahusiensis* var. *arctica* Grun., известную также у побережья Гренландии, *N. digitoradiata* var. *seyschellensis* Cl., встречающуюся на Сейшельских островах и, по-видимому, в некоторых северных морях, *N. grevillei* var. *minor* (Ag.) A. Cl. — в современных водоемах известная только у берегов Франции, *N. northumbrica* Donk. — вид, известный из Норвежского и Северного морей и *N. salinarum* f. *capitata* Schulz — пока известная только в ископаемом виде. Одна диатомея рода *Navicula* до сего времени нигде, кроме Баренцева моря, не найдена, это — *N. lineola* var. *perlepida* Grun. Распределение видов *Navicula* в Баренцевом море тесно связано с различиями в его температурном режиме. Лишь в северной части моря встречены *N. northumbrica*, *N. directa* var. *cuneata* Öestr., *N. reichardtii* var. *tschuktschorum* Cl., *N. bahusiensis* var. *arctica*. Две диатомеи — *N. salinarum* f. *capitata* и солоноватоводная *N. placentula* f. *lanceolata* (Grun.) Cl., известны из восточных районов. И, наконец, у Мурмана развиваются кроме вышеуказанных доминантов еще и *N. ramosissima* (Ag.) Cl., *N. cancellata* var. *subcapitata* Grun. и др., характерные преимущественно для теплых морей.

Анализ видов этого рода в Баренцевом море в отношении их к солености воды (см. ниже таблицу) характеризуется преобладанием эвгалобов, составляющих 50% от общего числа видов, многие из них являются доминантами бентоса. Мезогалобные элементы по числу видов уступают место эвгалобам и олигогалобам, их роль в море определяется двумя разновидностями *N. digitoradiata* var. *digitoradiata* и *N. viridula* var. *avenacea* (Bréb.) Grun., в значительном количестве развивающимися у южного побережья моря. Олигогалобы рода *Navicula*, хотя довольно многочисленны по числу видов, но обычно единичны по количественному развитию за исключением таких эвригалинных видов, как *N. cryptocephala* Ktz. и *N. gracilis* Ehr., местами развивающихся в заметном количестве. Высокий процент олигогалобов следует отнести за счет большей изученности опресненных заливов. В целом экологический спектр рода *Navicula* близок к экологическому спектру диатомовой флоры Баренцева моря. Процентное соотношение морских видов, составляющих во флоре 55%, а в роде *Navicula* 50%, их руководящая роль и другие особенности соответствуют друг другу. По процентному соотношению элементов различной галобности расхождения по роду *Navicula* и по диатомовой флоре моря в целом, составляют 5—7%, что объясняется недостатком знаний об экологии диатомей и можно считать, что род *Navicula* довольно хорошо отражает экологический характер баренцевоморской диатомовой флоры. Ввиду недостатка сведений о распространении видов рода *Navicula* в водоемах земного шара, дать детальный биогеографический анализ рода в Баренцевом и остальных морях не представляется возможным, так как подобный анализ был бы заведомо искаженным. Однако уже сейчас можно проследить в составе рода большое число арктических видов, составляющих 13% от общего числа видов. Роль этих элементов в море определяется заметным развитием двух арктических разновидностей — *N. directa* var. *cuneata* и *N. palpebralis* var. *minor* Grun.

В Белом море, с несколько менее высокой соленостью, чем Баренцево, и более континентальным климатом, род *Navicula* представлен 110 видами и также играет важную роль в бентосе моря, составляя около 20% от общего числа бентосных видов. Участие этого рода в планктоне моря

определяется тремя видами — *N. finmarchica* Cl. et Grun., *N. vanhoffenii* и *N. pelagica*, — развивающимися в поверхностном слое воды и на нижней стороне льдин. Доминируют в бентосе *N. ammophila* и *N. ammophila* var. *intermedia*, *N. digitoradiata* (Greg.) A. S., *N. grevillei* и др. В состав беломорских представителей рода *Navicula* входят редкие виды с ограниченным ареалом; таковы виды, в СССР обитающие только в Белом море, это арктический вид *N. klavsenii* Östr., средиземноморская *N. hennedyi* var. *furcata* Perag. и др.

Около 60% беломорских видов рода обитают и в Баренцевом море, причем в это число входят как доминанты, так и редкие диатомеи — *N. protracta* f. *conspicua* O. Korotk. и *N. lineola*, обитающие только в этих двух морях и, возможно, являющиеся их эндемиками. К числу общих для этих бассейнов относятся также арктические виды *N. grevillei* var. *minor*, *N. kepesii* Grun. и др.

Отношение видов *Navicula* в Белом море к солености воды характеризуется, как и в Баренцевом, преобладанием эвгалобов и мезогалобов. Процентное соотношение видов разных экологических групп представлено в таблице, их роль в Белом море очень близка к таковой в Баренцевом море, спектр галобности всей диатомовой флоры и рода *Navicula* по процентному соотношению элементов заметно не различаются. Характерной особенностью рода *Navicula* в Белом море по сравнению с Баренцевым является уменьшение числа арктических видов. Процент их в Белом море ниже, чем в Баренцевом, и составляет около 9%, что объясняется его более континентальным климатом. Для всей же бентосной диатомовой флоры Кандалакшского залива арктические элементы (по Бондарчук, 1970) составляют 10%. В Белом море известны такие редкие арктические виды, как *N. kepesii*, *N. klavsenii*. Тепловодных диатомей рода *Navicula* в этом водоеме три — *N. hamulifera* Grun., *N. versicolor* Grun., *N. lyroides* Hendey, они встречаются очень редко или единично.

В Карском море — высокоарктическом эпиконтинентальном водоеме, сильно опресняемом сибирскими реками, число видов рода *Navicula* снижается до 72 видов и разновидностей. Из них четыре колониальных представителя обитают в неритическом планктоне, обычно развиваясь в весенний период вдоль кромки тающих льдов. Наибольшее значение среди них в северо-западной части моря имеет *N. vanhoffenii.* Из 68 форм обитающих в бентосе, по-видимому, наиболее часты *N. directa* var. *directa*, *N. transitans* Cl. var. *transitans*, var. *derasa* Grun., *N. recurvata* Gran и др. Большое число планктонных и бентосных видов найдены П. И. Усачевым (1968) во льдах Карского моря, это криофильные *N. valida* Cl. et Grun., *N. gelida* Grun., *N. subinflata* Grun., *N. trigonocephala* var. *depressa* Östr., особенно обильно развивающиеся в июле—августе в период «цветения льда». В состав рода *Navicula* Карского моря входит много редких видов. Это *N. crassirostris* Grun., известная еще у побережья Гренландии, диатомеи, распространенные только в наших северных морях — *N. sibirica* Grun., *N. recurvata*, *N. imperfecta* Cl., и две характерные только для этого моря арктические *N. transitans* f. *glacilenta* Grun. и *N. abbreviata* Cl. et Grun., обнаруженная у п-ова Ямал. По сравнению с Белым и Баренцевым морями в Карском море увеличивается процент эвгалобных диатомей. В Карском море возрастает процент арктических видов *Navicula*, достигая 21%, многие из арктических форм развиваются в значительном количестве, это *N. recurvata*, *N. transitans* var. *derasa* и др., являющиеся доминантами. Тепловодные представители рода в Карском море отсутствуют.

В море Лаптевых — одном из самых суровых наших морей, так же заметно опресняемом сибирскими реками, число известных видов *Navicula* падает до 40. Большинство их найдено единично в фитопланктоне как случайно планктонные, поэтому судить о доминантах трудно. В целом этот род в море Лаптевых по составу и экологии чрезвычайно близок к таковому в Карском, имеет 45% общих видов с ним. По отношению к температурному фактору, в море Лаптевых еще более возрастает роль аркти-

ческих элементов в роде *Navicula* (см. таблицу). К уже известным в Баренцевом и Карском морях арктическим *N. debilissima* Grun., *N. transitans* var. *derasa*, *N. valida* и др. здесь присоединяются еще три разновидности вида *N. superba* Cl., две из них — типичная разновидность и var. *elliptica* Cl., обитают только в Карском море и море Лаптевых и, возможно, являются эндемиками этих морей.

В Восточносибирском море род *Navicula* не исследован.

В Чукотском море известно 52 вида исследуемого рода, в том числе четыре обитателя неритического планктона. Из них, по свидетельству Ширшова (1937 г.), *N. vanhoffenii* единично встречалась в планктоне в течение 3 сезонов у о. Врангеля. Южнее, на 70° с. ш., вдоль побережья Чукотского полуострова, к ней присоединяются еще *N. septentrionalis* и *N. pelagica*.

Состав рода *Navicula* в морях СССР

Моря	Общее число видов	Из них (в %)		
		эвгалобов	мезогалобов	олигогалобов
Баренцево	109	50	18	32
Белое	110	56	12	32
Карское	72	63	15	22
Лаптевых	40	64	12	24
Чукотское	52	86	7	7
Берингово	14	100	—	—
Охотское	45	81	10	9
Японское	67	80	7	13
Черное	49	60	18	22
Каспийское	37	21	43	36
Азовское	30	22	40	38

Бентосные виды рода пока исследованы в основном у мыса Ванкарем и у мыса Дежнева. Распространение их в море, степень развития нам неизвестны. Состав рода в Чукотском море оригинален. Он включает семь видов и разновидностей, нигде больше не найденных — это *N. gelida* var. *tenuis* Cl., *N. megastauros* Cl., *N. obtuserostrata* Hust., *N. transitans* var. *incudiformis* Grun., var. *erosa* Cl., *N. wankaremae* Cl., *N. kryokonites* Cl. Помимо них в этом море обитает много редких арктических диатомей — *N. kjellmanii* var. *subconstricta* Grun., *N. oestrupioides* (Östr.) Hust., *N. kryokonites* var. *subprotracta* Cl., известные еще только у восточной Гренландии. Состав диатомей Чукотского моря в отношении их к солености воды так же резко отличается от такового северных морей, расположенных западнее, снижением роли олигогалобов. Арктические элементы рода в этом море составляют почти 50 %.

Флора центральной части Полярного бассейна слабо исследована в отношении диатомей. В работах, касающихся фитопланктона и обрастаний льдин этого района, приводится 36 видов рода *Navicula*. В фитопланктоне у Северного полюса указываются Усачевым как характерные формы криофильные *N. gelida*, *N. recurvata*, *N. sibirica* Grun. и *N. trigonocephala*. В основном эти же виды *Navicula*, по Усачеву (1961), являются постоянными в слизистых и рыхлых скоплениях на льдах, но главным компонентом этих скоплений является *N. transitans* var. *derasa*. Эти диатомеи вегетируют на льду в течение всего светлого периода года. В отношении к солености воды род *Navicula* в приполюсном районе целиком представлен эвгалобными видами.

Несмотря на то что род *Navicula* в северных морях нельзя считать полностью исследованным, все же при анализе его распространения вырисовываются некоторые закономерности. Первое — это уменьшение числа видов с запада на восток, связанное, по-видимому, не только с лучшей изученностью северных морей СССР, расположенных на западе, но и с су-

ществующей в этих морях общей тенденцией к уменьшению числа видов флоры и фауны в этом направлении. Наиболее многочислен род *Navicula* в Баренцевом и Белом морях. Представляется возможным выделить характерный для северных морей комплекс видов, распространенных во всех морях: это *N. gelida* W. Sm., *N. vanhoffenii*, *N. kariana* var. *detersa* Grun. и var. *frigida* Grun., *N. subinflata* (Grun.) Mer., *N. transitans* var. *derasa*, *N. valida*, *N. grevillei* var. *minor*. Помимо них важное значение имеют еще два вида, *N. debilissima* и *N. kepesii*, встречающиеся в большинстве северных морей СССР и, возможно, являющиеся их эндемиками.

Экология рода в отношении видов к солености воды так же изменяется в северных морях, с запада на восток возрастает роль эвгалобов, по числу видов от 50 до 86%, соответственно уменьшается количество мезогалобов, от 18 до 7%, и олигогалобов, от 32 до 7%. Обратное соотношение проявляют арктические элементы. «Степень арктичности» рода *Navicula* в этих морях возрастает с запада на восток очень заметно. Участие арктических элементов возрастает от 9% в Белом и 13% в Баренцевом море, до почти 50% в Чукотском. Все эти три тенденции в распределении видов рода *Navicula* в северных морях СССР хорошо согласуются с изменением гидрологического режима морей и с данными по их флоре и фауне.

Сведения о роде *Navicula* в дальневосточных морях содержатся в работах Б. В. Скворцова (Skvortzow, 1923 г., 1931 г., 1932 г.), И. А. Киселева (1931 г., 1959а, б), Г. И. Гайла (1950 г., 1963), М. М. Забелиной (1953 г.), А. И. Прошкиной-Лавренко (1955 г.), Г. И. Семиной (1956 г., 1959 г.), А. П. Жузе (1957 г.), Семиной и Жузе (1959 г.), Л. И. Смирновой (1959 г.), Т. В. Сечкиной (1961), В. А. Николаева (1970а, б, в, г).

Для самого крупного морского бассейна из омывающих Советский Союз — Берингова моря, известно пока всего 14 морских видов рода *Navicula*, три из них — *N. septentrionalis*, *N. pelagica*, *N. vanhoffenii* — обитают в планктоне, играют заметную роль в ранневесеннем неритическом планктоне Анадырского, Кроноцкого и Олюторского заливов.

Бентосные представители рода известны нам пока в основном из поверхностных осадков моря. Наиболее часто указывается среди них *N. distans* W. Sm. Распространение видов вдоль побережья и роль их в бентосе пока не выясненны. Один интересный колониальный бентосный вид *N. thallodes* Pr.-Lavr. найден А. И. Прошкиной-Лавренко (1955 г.) у о. Беринга в обрастаниях. По нашему мнению, эта диатомея очень близка к арктическому, циркумполярному виду, описанному Хуштедтом — *N. novadecipiens* Hust. и ее, возможно, следует трактовать как разновидность этого вида. Все представители рода, известные в Беринговом море, — морские. Температурный режим Берингова моря находится под сильным влиянием более северных морей, в связи с этим род *Navicula* в Беринговом море еще сохраняет в своем составе арктические элементы в количестве пяти, что составляет более 35%. Один представитель рода в Беринговом море является тепловодным, это *N. approximata* Grev., известная также в Средиземном море и у атлантического побережья Сев. Каролины.

В Охотском море, для которого характерны самый суровый среди дальневосточных морей режим в северной его части и сильное опреснение в районе Сахалинского залива, известно 45 представителей рода *Navicula*. Около трети их найдено в Сахалинском заливе, подверженном опресняющему действию р. Амур. Две диатомеи — *N. vanhoffenii* и *N. finmarchica* развиваются в неритическом планктоне, преимущественно весной. Это те же планктонные виды рода, которые известны в северных наших морях. В бентосе моря наиболее распространены *N. distans*, являющаяся, повидимому, здесь доминантом, а также *N. granulata* Grun., *N digitoradiata*, *N. directa* var. *subtilis* Greg., *N. grevillei*. В Охотском море встречено 10 арктических видов, многие из которых широко распространены и в наших северных морях. Это *N. kariana* var. *detersa*, *N. gelida*, *N. transitans*, доходящие до широты мыса Литке. Тепловодные элементы

представлены двумя видами. Из них наиболее заметную роль играет *N. hamulifera.* Единично встречающаяся в этом море *N. arabica* Grun., возможно, является тропической формой. Род *Navicula* в отношении его к солености воды характеризуется в Охотском море преобладанием эвгалобов. Именно они являются широко распространенными и важными в бентосе моря. Только одна мезогалобная диатомея имеет большое значение во флоре — это *N. digitoradiata.*

Японское море (в пределах СССР) отличается от указанных двух дальневосточных морей своей большей обособленностью от Тихого океана, близостью к тропической зоне и более богатыми флорой и фауной. Виды *Navicula* в этом море довольно многочисленны и оригинальны по их составу — 67 видов и разновидностей. Роль рода во флоре Японского моря, по-видимому, велика; так, из 295 диатомовых водорослей, обнаруженных в заливе Посьет В. А. Николаевым (1970а), виды *Navicula* составляют 12.5%. Пять представителей рода обитают в неритическом планктоне, преимущественно в весеннее время. Наиболее распространены из них *N. pelagica* и *N. vanhoffenii*, но количественное развитие этих видов здесь значительно ниже, чем в планктоне северных морей. Доминанты бентоса — *N. ammophila* var. *degenerans* Grun., *N. clementis* Grun., *N. normalis* Hust., причем последний, кроме Японского моря, известен только у атлантического побережья Сев. Каролины. Субдоминантами являются *N. abberans* Simons., описанная из Балтики, *N. johanrossii* Giffen. и *N. stompsii* Choln., известные из Южной Африки, а также более распространенные диатомеи *N. lyra* var. *subelliptica* Cl., *N. poretzkiae* O. Korotk., *N. ammophila* var. *ammophila* и *N. cancellata* var. *cancellata.* Среди видов, встречающихся в небольшом количестве, также много редких, имеющих ограниченный ареал. Это *N. rectolineata* Meister, обитающая и у берегов Гондураса; *N. perhombus* Hust., известная у берегов о-вов Борнео, Окинава и в Южной Африке; *N. surinamensis* Cl., вегетирующая в тропических морях, и др. Несколько диатомей было описано Б. В. Скворцовым — *N. ikarii* Skv. и f. *curta* Skv. (Skvortzow, 1929 г.), *N. viridula* var. *japonica* Skv. (Skvortzow, 1931 г.), *N. vladivostokensis* Skv. (Skvortzow, 1932 г.).

Анализ рода *Navicula* в Японском море показывает, что многие арктические элементы, обитающие в северных морях, находят все же подходящие условия для развития и в рассматриваемой северной части Японского моря, но обычно не достигают заметного количественного развития. Две арктические диатомеи найдены в поверхностных осадках Японского моря — это *N. transitans* var. *derasa* (Жузе, 1962) и var. *derasa* f. *minima* Cl. (Сечкина, 1961), но обитание их в современном бентосе этого моря вызывает сейчас сомнение. Проведенные Хеймдаль (Heimdal, 1970) для *N. transitans* var. *derasa* наблюдения относительно широтной границы ее распространения у берегов Норвегии, показали, что эта диатомея ограничена здесь 68° с. ш. (т. е. на 2° выше северного полярного круга). Тепловодные элементы в Японском море представлены шестью видами, что составляет около 9%, некоторые из них имеют важное значение, являясь доминантами и субдоминантами в бентосе моря — это *N. johanrossii* и *N. perhombus.* Эвгалобные элементы преобладают в роде *Navicula* Японского моря как по числу видов, составляя более 3/4 от общего их числа, так и по частоте участия их в доминирующих комплексах. Укажем, что для всей диатомовой флоры залива Посьет Николаев приводит 82% эвгалобов. Роль мезаголобов определяется участием *N. clementis* в доминирующем комплексе. Олигогалобы встречаются единично. По числу видов они составляют 13% в роде *Navicula* и 10% в бентосной флоре залива Посьет. Спектр галобности рода и бентосной диатомовой флоры и в этом море довольно близки. Итак, род *Navicula* в Японском море имеет оригинальный видовой состав, отличается также уменьшением роли его в планктоне, сочетанием арктических элементов и видов, характерных для южных широт, при более заметной роли последних, выражающейся в значительном их количественном развитии.

Сведения о роде *Navicula* в южных морях СССР содержатся в работах К. Л. Мейера (1925 г.), Б. Н. Аксентьева (1926 г.), В. М. Арнольди (1928 г.), И. А. Киселева (1938 г., 1959 г.), А. И. Прошкиной-Лавренко (1940, 1963а, б), И. И. Погребняка (1957 г.), К. С. Владимировой (1960а, б), З. С. Кучеровой (1960 г.), Н. И. Караевой (1961, 1963), С. Б. Куваевой (1962), Г. К. Пицыка (1963).

В южных морях СССР наблюдается пониженная соленость воды, замкнутость, отсутствие типичной литорали и другие особенности, несомненно оказывающие влияние на флору. Род *Navicula* в Черном море включает 49 видов и разновидностей. Удельный вес рода в бентосной флоре значителен, он охватывает 11% от общего числа видов бентосных диатомей. Так же как и в остальных южных морях, здесь в этот род входят лишь бентосные виды. Наиболее обычны в Черном море *N. directa*, *N. ramosissima*, *N. pennata* var. *pontica* Mer., *N. grevillei*, а в районе южного побережья и *N. scopulorum* Bréb., *N. lyra*. Облик рода *Navicula* в Черном море отличается лишь наличием в его составе большого числа редких видов. В состав рода в Черном море входят некоторые диатомеи, в СССР нигде больше не встречающиеся — это *N. pi* Cl., известная из Китая, *N. rhombica* Greg., встречающаяся в Северном море и антарктическом секторе у Южной Америки, и средиземноморская *N. ostrearia* Turp. Известны в составе рода черноморско-каспийский вид — *N. subagnita* Pr.-Lavr. и черноморско-азовско-каспийский — *N. pennata* var. *pontica* Pr.-Lavr., а также ряд диатомей, характерных только для этого моря — *N. hamulifera* var. *plicata* Pr.-Lavr., *N. septifera* Pr.-Lavr. и др. Основные широко распространенные в Черном море виды исследуемого рода являются эвгалобами, они охватывают 60% состава рода, роль их в море, помимо этого, определяется доминированием многих из них в бентосе. Из 18% мезогалобных представителей рода ни один не достигает заметного количественного развития. Олигогалобы в Черном море обитают преимущественно в опресненных участках, где развиваются иногда обильно. Среди них много диатомей, обычных в опресненных участках всех морей, в частности *N. cryptocephala*, *N. cari* Ehr., *N. gracilis* и др. Только один вид в этом море можно считать тепловодным — это *N. hamulifera*.

Азовское море имеет среднюю соленость $11.2^0/_{00}$, но в лиманах его соленость доходит до полного насыщения. Сведения о роде *Navicula* известные для этого водоема, по существу случайны и отрывочны, поэтому здесь невозможно рассмотреть все особенности его экологии. Только семь представителей рода известны в самом море, еще 23 вида, обнаружены в лиманах (из них в Сиваше девять видов), а всего, таким образом, в Азовском море известно 30 диатомей рода *Navicula*. Среди них *N. schoenfeldii* var. *diversipunctata* Pr.-Lavr. — разновидность, характерная только для этого моря, и редкая, мало изученная *N. salinarum* f. *minima* Kolbe. Особый интерес представляют в Азовском море *N. ramosissima* f. *caspia* Grun. — диатомея, характерная только для Азовского и Каспийского морей, и *N. pennata* var. *pontica*, кроме этих двух морей обитающая еще и в Черном. Эти же виды, возможно, являются доминантами рода, в частности *N. ramosissima* f. *caspia* отмечается Прошкиной-Лавренко (1963а) как очень частая в планктоне моря. Представители рода *Navicula*, указанные для Азовского моря, в основном относятся к эвригалинным, мезогалобным и олигогалобным элементам, хотя их процентное соотношение, приводимое в таблице, свидетельствует об уменьшении эвгалобов и резком возрастании мезогалобов и олигогалобов, превосходящих эвгалобы вдвое, но обсуждать экологию рода на основании этих немногочисленных сведений было бы преждевременно.

Каспийское море — полностью изолированный от мирового океана водоем с пониженной до $12—13^0/_{00}$ соленостью, вода его по химическому составу, как известно, отличается от океанической и черноморской. Род *Navicula* в этом море исследовался нами в процесс обработки бентосной диатомовой флоры и в последнее время критически пересмотрен. Всего в Каспийском море встречается 37 представителей рода, которые состав-

ляют около 12% от общего числа его диатомей. Состав рода в Каспии чрезвычайно оригинален, для него характерно наличие большого числа редких видов, являющихся мезогалобами. Это в первую очередь четыре диатомеи, нигде кроме Каспийского моря не встреченные, — *N. bella* Kar., *N. orientata* Kar., *N. digitoradiata* f. *obtusata* Kar. и *N. intricata* Kar. Помимо этих характерных только для Каспия видов в нем обитают еще следующие редкие мезогалобы — *N. florinae* Möller, известная также у берегов Шотландии и в оз. Маракаибо (Южная Америка), *N. creuzburgensis* Krasske, обитающая в Балтийском море и в минеральных источниках близ Крейцбурга, *N. cruciculoides* Brockm. — из Северного моря и Ботнического залива, и др. Доминируют в бентосе моря *N. pygmaea* Ktz., *N. intricata* Kar., *N. digitoradiata*, *N. poretzkiae*, *N. pennata* var. *pontica*, *N. ramosissima* f. *caspia*. Интересно отметить, что в Каспийском море резко падает число представителей секции *Lyrate* Cl., их здесь всего три вида, против 13 в Черном, что можно объяснить только опреснением.

По отношению к солености воды в роде *Navicula* преобладают по числу видов мезогалобы, составляющие немного меньше половины от общего видового состава. Эвгалобы стоят на втором месте по числу видов. В Каспии сравнительно с Черным морем совершенно исчезают многие широко распространенные эвгалобные диатомеи, предпочитающие более высокую соленость воды, как *N. lyra*, *N. hamulifera*, *N. palpebralis*. Доминирующие виды относятся как к эвгалобам, так и к мезогалобам. Олигогалобы в Каспии по сравнению с Черным морем довольно многочисленны, до 36% от общего числа видов рода, причем среди них встречаются как виды, распространенные по всему морю, так и развивающиеся в заметном количестве только при наличии пресноводных стоков. Повсеместно встречаются такие олигогалобы, как *N. cincta* (Ehr.) Ktz., *N. cryptocephala* var. *intermedia* Grun., *N. gracilis*. Таким образом, характерной чертой распространения видов рода *Navicula* в Каспийском море сравнительно с Черным является руководящая роль, которую получают мезогалобные элементы, участие которых резко возрастает как по числу видов, так и по количественному развитию их. За счет редких мезогалобов создается оригинальный характер распространения данного рода в этом море. Хотя число видов и развитие олигогалобов в Каспийском море тоже сильно возрастают по сравнению с Черным, но их состав зауряден. Общими с Черным морем являются 17 видов, особенно интересны среди них *N. subagnita*, ареал которой ограничен только этими двумя морями и *N. pennata* var. *pontica*.

Участие рода *Navicula* во флоре Аральского моря здесь не рассматривается, так как флора его носит пресноводный характер.

Всего в южных морях встречено 92 вида и разновидностей рода; число видов его уменьшается от Черного к Азовскому параллельно понижению солености. В связи с этим же фактором уменьшается роль морских представителей рода и соответственно увеличивается роль мезогалобов и олигогалобов. Характерный комплекс видов рода в южных морях включает *N. pennata* var. *pontica*, *N. subagnita*, *N. forcipata*, *N. humerosa* Bréb., *N. pygmaea* Ktz. Первая найдена и в меотических отложениях и является, по нашему мнению, не только эндемиком, но и реликтовым видом южных морей СССР. Понижение солености привело, как уже говорилось, к вымиранию в Каспии и Азовском море некоторых ранее общих видов, таких как *N. grevillei*, *N. hennedyi* и некоторых других, а также к замене отдельных морских видов, обитающих в Черном море, близкими разновидностями в Каспийском и Азовском. Так, черноморская *N. ramosissima* f. *ramosissima* в Каспийском и Азовском морях сменяется f. *caspia*, типичная форма *N. scopulorum* в Каспии сменяется f. *belgica* (V. H.) D. T. и т. д. В свою очередь многие виды, попав из Средиземного моря в Черное с его более низкой соленостью, так же видоизменились, образовав, по-видимому, под влиянием этого фактора, новые разновидности, в результате чего, возможно, и возникли в Черном море местные разновидности видов *N. grevillei*, *N. glabriuscula* и других видов.

Род *Navicula* — один из многочисленных родов в диатомовой флоре морей СССР, его обычное участие — около 12—14% от общего числа бентосных видов. Представители его входят в число доминирующих комплексов бентоса, а иногда и планктона. По числу видов этот род преобладает в морях бассейна Северного Ледовитого океана, где известно 184 его представителя, несколько меньше их в дальневосточных морях — 129, а в южных морях СССР число его видов снижается до 92. В пределах северных морей распространение *Navicula* подчиняется температурному фактору, тогда как в пределах внутренних морей СССР больше зависит от фактора солености. Имеются различия и в биологии рода *Navicula* в северных и южных морях, выражающиеся в отсутствии в южных морях видов, имеющих лентовидные колонии и обитающих в планктоне. Общими для всех морей СССР являются 38 видов из 287. В рассматриваемых трех группах морей выделены отличные друг от друга характерные комплексы видов. Являясь одним из представительных, широко распространенных и важных по количественному развитию родов, род *Navicula* отражает все характерные черты, присущие бентосной диатомовой флоре того или иного моря в целом.

ЛИТЕРАТУРА

Бондарчук Л. Л. (1968). Диатомовые обрастания на высших водорослях Кандалакшского залива Белого моря. Седьмая сессия Ученого совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии». Петрозаводск. — Бондарчук Л. Л. (1970). Бентосные диатомеи Кандалакшского залива Белого моря. Автореф. диссерт. — Гайдуков Н. М. (1901). Литературные источники к русской флоре водорослей. Бот. зап. СПб. унив., 17. — Гайл Г. И. (1963). Весенний фитопланктон юго-восточной части Татарского пролива. Изв. Тихоокеанск. н.-и. инст. рыбн. хоз. и океаногр., 49. — Голлербах М. М., А. А. Еленкин, Л. К. Красавина и Л. А. Оль. (1966). Библиография советской литературы по водорослям за 1936—1940 гг. — Еленкин А. А. и Л. А. Оль. (1929). Библиография альгологических трудов в пределах СССР с 1900 по 1925 г. включительно. Тр. Главн. бот. сада, 42, 1. — Еленкин А. А. и Л. А. Оль. (1935). Библиография альгологических трудов в пределах СССР с 1926 по 1930 г. включительно. Тр. Бот. инст. АН СССР сер. II, 2. — Еленкин А. А. и Л. А. Оль. (1950а). Библиография альгологических трудов в пределах СССР с 1931 по 1935 г. включительно. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II, 5. — Еленкин А. А. и Л. А. Оль. (1950б). Дополнительные данные по библиографии альгологических трудов в пределах СССР. Дополнение 2. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II, 6. — Жузе А. П. (1962). Стратиграфические и палеогеографические исследования в северо-западной части Тихого океана. — Караева Н. И. (1961). Диатомовые водоросли обрастаний у западного побережья Каспийского моря. Тр. Инст. океанол. АН СССР, 49. — Караева Н. И. (1963). Материалы к флоре диатомовых водорослей обрастаний у восточного побережья Каспийского моря. (Предварит. сообщ.). Тр. Инст. океанол. АН СССР, 70. — Красавина Л. К. (1968). Библиография советской литературы по водорослям за 1941—1960 гг. — Куваева С. Б. (1962). Диатомовые обрастания в Черном море. Тр. Инст. океанол. АН СССР, 58. — Николаев В. А. (1970а). Диатомовые водоросли бентоса залива Посьет Японского моря. Автореф. диссерт. — Николаев В. А. (1970б). Сообщества диатомовых водорослей бентоса бухты Троицы Японского моря. Бот. ж., 55, 6. — Николаев В. А. (1970в). Новые виды морских эпифитных диатомовых водорослей. Новости сист. низш. раст., VI. — Николаев В. А. (1970 г). Основные черты состава и распределения диатомовых водорослей бентоса залива Посьет Японского моря. — Петров Ю. Е. (1967). Синезеленые и диатомовые водоросли литорали Большого Соловецкого острова (Белое море). Новости сист. низш. раст. — Пицык Г. К. (1963). О качественном составе фитопланктона Азовского моря. Тр. Севастоп. биол. ст., 16. — Прошкина-Лавренко А. И. (1963а). Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. — Прошкина-Лавренко А. И. (1963б). Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. — Роухияйнен М. И. (1966). Качественный состав фитопланктона Баренцева моря. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., II. — Сечкина Т. В. (1961). Диатомовые в поверхностном слое осадков Японского моря. Тр. Инст. океанол. АН СССР, 46. — Усачев П. И. (1961). Фитопланктон у Северного полюса. (По сборам П. П. Ширшова на Первой дрейфующей станции «Северный полюс» 1937—1938 гг. под начальством И. Д. Папанина). Тр. Всес. гидробиол. общ., XI. — Усачев П. И. (1968). Фитопланктон Карского моря. В сб.: Планктон Тихого океана. — Heimdal B. R. (1970). Morphology and Distribution of two *Navicula* species in Norwegian Coastal Waters. Norwegian J. Botany, 17, 2. — Hustedt F. (1959—1966). Die Kieselalgen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. (1959).— Schluslieferung. (1961—1966), III, 1—4. In Rabenborst's Kryptog. Flora, VII.

Институт ботаники
им. В. Л. Комарова
Академии наук
Азербайджанской ССР, Баку.

(Получено 10 I 1972).

S U M M A R Y

The article presents the analysis of systematic composition, distribution and ecology of the *Navicula* genus diatoms in seas of the U. S. S. R. Peculiar features of this genus in Northern, Far Eastern and Southern seas of the U. S. S. R. are revealed. It is stated that distribution of the genus depends on the temperature factor in the Northern seas and on the factor of salinity in the Southern. In the three sea groups studied characteristic species complexes, differing one from another have been discovered.

In the authors opinion the genus *Navicula* is an important one in the benthos of water-bodies; it makes up 12—14% of the total specific composition of benthic diatomous flora, its representatives are members of dominating complexes. The genus *Navicula* is one of the abundant, widely spread and significant in quantitative development genera and reflects all characteristic features inherent in benthic diatomous flora of this sea or other as a whole.

СООБЩЕНИЯ

УДК [581.9+581.524.44] : (58)

Е. М. Лавренко

МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ ГЕОГРАФИИ И ФИТОЦЕНОЛОГИИ РАСТЕНИЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ 1. СТЕПНОЙ ПЕТРОФИТ СЕВЕРА ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ *ARCTOGERON GRAMINEUM* (L.) DC.[1]

С 1 рисунком

E. M. LAVRENKO. MATERIALS ON THE INVESTIGATION OF GEOGRAPHY AND PHYTOCOENOLOGY OF CENTRAL ASIATIC PLANTS. I. STEPPE PETROPHYTE OF THE NORTH OF CENTRAL ASIA *ARCTOGERON GRAMINEUM* (L.) DC.

Выдающийся советский ботанико-географ Н. И. Кузнецов в одной своей полузабытой работе «Опыт деления Сибири на ботаникогеографические провинции» (1912 : 896) писал: «. . . провинция St. Dh. Сибири (Даурия) есть место, где издревле сохранились особые континентальные древние типы (флоры, — *Е. Л.*) Восточной Сибири и которое явилось центром развития и расселения молодых ксерофитных и континентальных видов Восточной Азии». С этими степями, далеко простирающимися на юг в Монголию, действительно связан ряд монотипных и олиготипных родов (Попов, 1963; Лавренко 1970); время возникновения этих родов неодинаково. Особый интерес представляют роды, приуроченные к петрофитным степям на щебнистых и каменистых склонах сопок северных степных окраин Центральной Азии, к которым следует относить и горнолесостепную и степную Даурию: *Chamaerhodos* из розоцветных, *Amblynotus* из бурачниковых, *Arctogeron* из астровых и некоторые другие.

Единственный вид рода — *Arctogeron gramineum* (L.) DC. — одно из замечательных растений Хангайско-Даурской горнолесостепной провинции — является петрофильным даурско-монгольским (точнее, даурско-восточно-монгольским) видом с изолированным участком ареала в верхней части бассейна Енисея. Его географии и фитоценологии и посвящена настоящая статья.

Arctogeron gramineum (L.) DC.[2] Ledebour, Flora rossica, II. (1845): 484. В. Л. Комаров, Флора Маньчжурии, III (1907): 605. А. А. Юнатов, Кормовые растения пастбищ и сенокосов МНР (1954); 299. В. И. Грубов, Конспект флоры МНР (1955): 256. М. Г. Попов, Флора средней Сибири, II (1959): 715. С. Г. Тамамшян, Флора СССР, XXV (1959): 136. В. В. Фисюн, Флора Казахстана, VIII (1965): 321. Л. М. Черепнин, Флора южн. части Красноярского края, 6 (1967): 50.

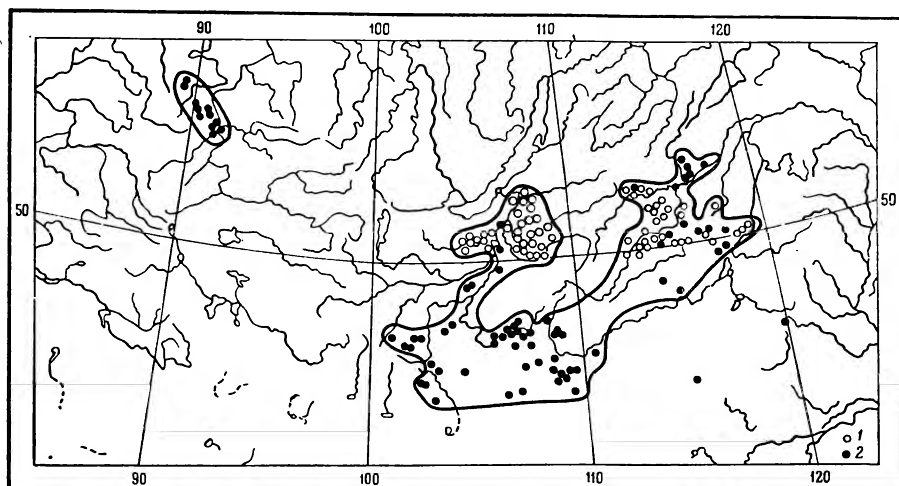
---

[1] Из работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

[2] Далее для этого вида принято сокращение *A. g.*

Монотипный род *Arctogeron* DC. относится к подколену *Asterinae* O. Hoffm. колена *Astereae* Cass. сем. астровых (сложноцветных) (Фл. СССР, XXV, 1959). Впервые это растение было описано Линнеем под названием *Erigeron gramineum* L.

A. g. напоминает высокогорное плотнодерновинное растение, хотя в высокогорном поясе южной Сибири и Севера Монголии нигде не встречается, будучи приурочено к предгорьям и мелкосопочнику. Это — короткостержнекорневое растение, с многочисленными отходящими от каудекса вертикальными или косо расположенными симподиально ветвящимися корневищами, покрытыми остатками влагалищ отмерших листьев. На концах этих побегов располагаются пучки злакоподобных узколинейных (меньше 1 мм шир.), почти щитовидных листьев; пучки листьев тесно прижаты друг



Ареал *Arctogeron gramineum* (L.) DC.

Черные точки (2) — местонахождения по материалам гербария Ботанического института АН СССР и по наблюдениям Е. М. Лавренко в МНР; *кружки (1)* — местонахождения по карте ареала этого вида в Забайкалье (по Рещикову, 1971).

к другу. Верхушки живых листьев располагаются обычно в одной плоскости. Без генеративных побегов это растение, особенно его молодые экземпляры, напоминает плотную дерновинку мха. Генеративные побеги обычно вдвое длиннее листьев, с одной корзинкой 1.5—2 см в диаметре; цветки в корзинке трубчатые, с желтым венчиком, а окраинные — язычковые, с белым или розовато-белым венчиком. Вегетация в юго-восточном Забайкалье, по данным А. А. Горшковой (1966), продолжается с 25 апреля [1] по 10 сентября, а цветение — с 25 мая по 5 июня.

Остановимся на географии, экологии и фитоценологии этого замечательного растения.

М. А. Рещиков (1971) опубликовал карту распространения *A. g.* в Забайкалье, где отдельные местонахождения этого вида показаны точками; он же приводит и общий ареал этого вида (контурный) в Забайкалье и в Монголии. Автор настоящей статьи просмотрел в гербарии Ботанического института АН СССР обильный материал по данному виду из пределов СССР и Монголии и, кроме того, многократно наблюдал это растение в природе в разных частях МНР. На основе всех этих данных составлена прилагаемая точечная карта ареала этого вида (см. рисунок).[2]

Как видно из приведенной карты, основная часть ареала *A. g.* приурочена к Даурской горнолесостепной подпровинции и Восточномонгольской

[1] У А. А. Горшковой (1966 : 173) ошибочно указано 25 VI.

[2] Я очень признателен Н. И. Никольской за помощь в составлении карты ареала *A. g.* Ею нанесены на карту местонахождения этого вида.

степной подпровинции Центральноазиатской подобласти Евразиатской степной области; только незначительно этот вид заходит на восточную окраину Хангайской горнолесостепной подпровинции (Лавренко, 1970). На север *A. g.*, как показано на карте его ареала, опубликованной Рещиковым (1971), и на нашей карте поднимается до районов Улан-Удэ и Читы. Этот вид везде избегает высокогорий и облесенных среднегорий. Наиболее часто встречается в условиях горной лесостепи и на севере полосы сухих степей. Согласно ботаникогеографическому районированию МНР А. А. Юнатова (Юнатов, 1954; Грубов, 1955), распространен в следующих установленных этим исследователем районах (точнее, округах) МНР: в горнолесостепном Хангае (в его восточной части), горнолесостепном Хентее (этот район у В. И. Грубова (1955) назван Монгольско-Даурским горностепным), горностепном Прихинганье, Среднехалхасском равнинном степном и Восточномонгольском равнинном степном. В последнем районе встречается довольно редко (отсутствует в его внутренней, наиболее пониженной части). В Среднехалхасском районе доходит до северной границы пустынных степей, но в южной части этого района встречается уже редко. Заходит в самую восточную часть (правобережье р. Онгийн-Гола) Гобийской долины озер (Орок-Нурский пустынностепной район, Грубов, 1955). Почти во всех этих ботаникогеографических округах я наблюдал этот вид.

Рещиков (1971) на карте общего ареала *A. g.* протягивает ареал этого вида до западных частей Хангая, что неверно, так как в западной части этой горной страны он пока неизвестен. Изолированный участок ареала этого вида находится в островных лесостепных и степных районах Верхнего Енисея. Большой знаток флоры южной части Красноярского края Л. М. Черепнин (1967) насчитывает свыше 50 местонахождений [1] *A. g.* в следующих установленных им степных районах юга Красноярского края: Приабаканском, Минусинском (приенисейская часть района), Июсо-Ширинском и Енисейско-Чулымском (в окрестностях Большого озера).

В современной литературе имеются указания и для более западных горных и предгорных районов.

С. Г. Тамамшян во «Флоре СССР» (1959) указывает *A. g.* помимо Ангаро-Саянского (куда входят и лесостепи и степи верхнего Енисея) и Даурского районов, где он встречается, также для «Западной Сибири: Алтайского и Иртышского (юг)» районов. Кроме того, ею этот вид ошибочно отмечен как эндем флоры СССР.

Во «Флоре Казахстана» В. В. Фисюн (1965) указывает этот вид для следующих районов Казахстана, принятых в упомянутом издании, — Иртышского, Зайсанского и Алтая.

Все эти указания показались автору настоящей статьи сомнительными, так как *A. g.* не приводится в чрезвычайно авторитетном издании — «Флоре Западной Сибири» П. Н. Крылова (ни в XI томе, ни в дополнительном XII томе, автором которого является Л. П. Сергиевская). «Флора Западной Сибири», как известно, охватывает и бо́льшую часть районов северного степного Казахстана, в том числе Прииртышье, Зайсанскую котловину и, конечно, весь Алтай. *A. g.* из этих районов, видимо, отсутствует в гербарии Томского университета. Заведующий гербарием Института ботаники АН Казахской ССР В. П. Голоскоков любезно сообщил, что в указанном гербарии *A. g.* с территории Казахстана нет. Таким образом, В. В. Фисюн заимствовала ошибочное указание во «Флоре СССР» о распространении *A. g.* на территории Казахстана.

Однако, если бы этот вид встретился в восточной части Центральноказахстанского мелкосопочника и в южном Алтае, это не было бы неожиданным, так как в эти районы заходит ряд монгольских степных и петрофильных видов. Но пока *A. g.* в Казахстане и на Алтае не обнаружен.

По наблюдениям автора в МНР, *A. g.*, будучи в основном петрофилом, встречается на субстратах довольно разнообразного механического

---

[1] Отдельные местонахождения Л. М. Черепнин не перечисляет.

состава: в расщелинах скал гранита, на каменистых выходах твердых сланцеватых палеозойских пород, на темнокаштановых и каштановых почвах, часто слабо развитых, по механическому составу щебнисто-дресвяно-супесчаных, дресвяно-тяжелосупесчаных, щебнисто-легкосуглинистых, легкосуглинисто-щебнистых и т. д.

Этот вид входит в состав как петрофитных (тимьянниковых) сообществ (с малым участием степных злаков), так и петрофитных (тимьянниковых) разнотравно-мелкозлаковых степей и сухих тонконоговых и ковыльных степей (ковыли — *Stipa krylovii*, *S. baicalensis*), с куртинами караганы (*Caragana microphylla*, *C. pygmaea*).

Приведу конкретные данные о растительных сообществах, в составе которых встречается этот вид, преимущественно на основе своих наблюдений в МНР в 1970 и 1971 гг. (см. также таблицу).

ТАБЛИЦА

Пробные площадки (10×10 м) растительных сообществ с участием *Arctogeron gramineum* (L.) DC.

Все участки описаны в МНР Е. М. Лавренко в июле 1970 г.

№ 19. Сообщество Festuca lenensis+Thymus serpyllum s. l.+Chamaerhodos altaica (+Stellera chamaejasme+Peucedanum hystrix). Архангайский аймак, госхоз Тэвшрулэх. Северные предгорья Хангая (1800—2000 м над ур. м.); южный склон небольшой сопки. Поверхность почвы на 20% покрыта дресвой и мелким щебнем; почва у поверхности дресвяно-тяжелосупесчаная. 17 VII 1970.

№ 17. Сообщество Koeleria cristata+Arenaria capillaris+Artemisia frigida (+Arctogeron gramineum). Убурхангайский аймак, в 30 км на ЮЮЗ от г. Арбай-Харэ. Южные предгорья Хангая (1800—2000 м над ур. м.); восточный склон сопки. Поверхность почвы на 50% покрыта мелким и средним щебнем; почва у поверхности щебнисто-легкосуглинистая. 13 VII 1970.

№ 25. Сообщество Cleistogenes squarrosa+Stipa krylovii+S. baicalensis+Artemisia frigida (+Caragana pygmaea). Булганский аймак (его южная окраина), Гурванбулаг сомон, пос. Авзага. Нижняя часть очень пологого шлейфа низкой сопочной гряды, влево от долины р. Харуухын-Гол (высота около 1200 м над ур. м.); экспозиция ЮЮВ. Поверхность почвы на 70—80% покрыта дресвой и мелким щебнем; почва у поверхности дресвяно-пылеватосупесчаная. 22 VII 1970.

№ 2. Сообщество мозаичное: а) Arctogeron gramineum+Poa attenuata+Koeleria cristata; б) Caragana microphylla (+Aneurolepidium chinense); куртины Caragana microphylla, довольно равномерно разбросанные, занимают 20—30% от всей площади участка; куртины от нескольких дециметров до 1—1.5 м в диаметре. Центральный аймак (его юго-восточная часть). Сопочная гряда Тарцагт; пологий взлобок у вершины мягкой по очертаниям низкой сопочки; экспозиция северная. Поверхность почвы на 60—90% покрыта слабо окатанной галькой и дресвой; почва у поверхности щебнисто-дресвяно-супесчаная. 3 VII 1970. Общее покрытие растительного покрова в процентах от общей площади участка для пробной площади № 19 — 40%, № 17 — 60, № 25 — 40—50, № 2а — 30, № 2б — 40%.

Вид	Покрытие видов на площадях в процентах от общей площади участка				
	19	17	25	2а	2б
Кустарники					
Caragana microphylla (Pall.) Lam.	—	—	—	< 1	30 (—35)
C. pygmaea (L.) DC.	—	—	3	—	—
C. stenophylla Pojark.	—	< 1	—	< 1	1
Полукустарнички					
Arenaria capillaris Poir.	1—2	10	—	—	—
Artemisia frigida Willd.	< 1	10	7	1	—
Chamaerhodos altaica (Laxm.) Bunge	5	—	—	—	—
Ptilotrichum canescens C. A. Mey. . .	< 1	< 1	—	—	—
Thymus serpyllum s. l.	10	—	—	—	—

Вид	Покрытие видов на площадях в процентах от общей площади участка				
	19	17	2б	2а	2б
Дерновинные злаки					
Agropyron cristatum (L.) Beauv. . . .	—	1	1	—	1
Cleistogenes squarrosa (Trin.) Keng .	—	—	15	—	1
Festuca lenensis Drob.	10	—	—	—	—
F. sibirica Hack. ex Boiss.	< 1	—	—	—	—
Festuca sp.	—	< 1	—	—	—
Koeleria cristata (L.) Pers.	1	30	2	5	1
Poa attenuata Trin.	< 1	1	< 1	5	1
Stipa baicalensis Roshev.	—	—	7	—	—
S. klemenzii Roshev.	—	1	—	—	—
S. krylovii Roshev.	—	—	8	< 1	< 1
Корневищные злаки					
Aneurolepidium chinense (Trin.) Kitag.	—	—	—	—	5
Дерновинные осоки					
Carex pediformis C. A. Mey.	1	—	—	—	—
Корневищные осоки					
Carex duriuscula C. A. Mey.	—	—	< 1	—	—
Разнотравье (многолетнее)					
Allium bidentatum Fisch. ex Prokh.	—	< 1	—	< 1	—
Allium sp.	< 1	<1	—	—	—
Amblynotus obovatus (Ledeb.) Johnst.	< 1	—	—	—	—
Androsace incana Lam.	< 1	—	—	—	—
Arctogeron gramineum (L.) DC. . . .	< 1	2—3	< 1	15	—
Artemisia commutata Bess.	2	1	—	—	—
Asparagus sp.	—	—	—	—	< 1
Aster alpinus L.	1	—	—	—	—
Astragalus sp.	—	—	< 1	< 1	—
Bupleurum bicaule Helm.	—	< 1	—	—	—
B. scorzonerifolium Willd.	< 1—1	—	—	—	—
Crepis tenuifolia Willd.	< 1	—	< 1	—	—
Cymbaria dahurica L.	—	< 1	—	—	—
Dianthus versicolor Fisch.	< 1	—	—	—	—
Dracocephalum bipinnatum Rupr. . .	< 1	< 1	—	—	—
Echinops latifolius Tausch.	< 1	—	—	—	—
Goniolimon speciosum (L.) Boiss. . . .	< 1	—	—	—	—
Haplophyllum dauricum (L.) G. Don	—	—	—	1	—
Heteropappus altaicus (Willd.) Novopokr.	—	< 1	—	< 1	—
H. hispidus (Thunb.) Less.	—	—	1	—	—
Iris tigridia Bunge	1	< 1—1	—	—	—
Lagochilus ilicifolius Bunge	—	< 1	—	—	—
Leontopodium sp.	< 1	—	—	—	—
Linum baicalense Juz.	< 1	—	—	—	—
Myosotis silvatica s. l.	< 1	—	—	—	—
Orostachys malacophylla (Pall.) Fisch.	< 1	—	—	—	—
O. spinosa (L.) C. A. Mey.	—	< 1	—	—	—
Oxytropis sp.	—	< 1—1	< 1	—	—
Pedicularis flava Pall.	< 1	< 1	—	—	—
Peucedanum hystrix Bunge	3	—	—	—	—
Polygonum angustifolium Pall. . . .	< 1	—	—	—	—
Potentilla bifurca L.	—	—	—	< 1	—
P. multifida L.	< 1	—	< 1	—	—
P. sericea L.	< 1	< 1	—	< 1	—
Pulsatilla turczaninovii Kryl. et Serg.	< 1	—	—	—	—
Rhaponticum uniflorum (L.) DC. . .	< 1	—	—	—	—
Rumex acetosella L.	< 1	—	—	—	—

Вид	Покрытие видов на площадях в процентах от общей площади участка				
	19	17	25	2а	2б
Saussurea salicifolia (L.) DC.	—	< 1	—	—	—
Scabiosa comosa Fisch. ex Roem. et Schult.	< 1	—	—	—	—
Scorzonera sp.	—	< 1	—	—	—
Serratula centauroides L.	—	—	< 1	—	—
Sibbaldianthe adpressa (Bunge) Juz.	—	—	< 1	< 1—1	—
Silene jenisseensis Willd.	< 1	—	—	—	—
Stellera chamaejasme L.	4	—	—	—	—
Thesium refractum C. A. Mey.	< 1	—	—	—	—
Thlaspi cochleariforme DC.	< 1	—	—	—	—
Vicia sp.	< 1	—	—	—	—
Одно-, двулетники					
Artemisia scoparia Waldst. et Kit.	—	—	< 1	—	—
Chamaerhodos erecta (L.) Bunge	—	—	< 1	—	—
Dontostemon integrifolius (L). C. A. Mey.	—	< 1	—	—	—
Лишайники					
Parmelia vagans Nyl.	2—3	—	—	—	—
Parmelia sp.	—	< 1	—	—	—

В Хангайской горнолесостепной подпровинции [1] этот вид известен только из ее восточной окраины. В сомоне Тэвшрулэх, примерно в 40 км к ВЮВ от г. Цэцэрлэг, *A. g.* наблюдался в нижней части среднегорного пояса (высота над ур. м. 1800—2000 м); для низов этого пояса характерны разнотравно-ковыльные луговые степи, с большим участием *Stipa baicalensis* Roshev., а для склонов северной экспозиции — отдельные участки лиственничных лесов с травяным покровом. *A. g.* здесь встречается обычно в небольшом количестве в составе петрофитных разнотравно-типчаковых степей с господством сизой *Festuca lenensis* Drob., а из разновтравья — *Thymus serpyllum* L. s. l. и *Chamaerhodos altaica* (Laxm.) Bunge, приуроченных к щебнистым южным склонам сопок. Основные виды двух сообществ этого типа: [2] 1) Festuca lenensis (10%)+Thymus serpyllum (10%)+ +Chamaerhodos altaica (5%) (+Stellera chamaejasme (4%)+Peucedanum hystrix (3%)); 2) Festuca lenensis (20%)+Thymus serpyllum (8%) (+Carex pediformis (5%)+Arenaria capillaris (5%)+Stellera chamaejasme (5%)). Проективное покрытие *A. g.* в этих сообществах < 1%. Общее покрытие растениями в первом сообществе — 40% (участок № 19 1970 г. Е. Лавренко), во втором (участок № 22 1970 г.) — 50%; высота вегетативных побегов растений 3—5 см, генеративных 12—15 (—20) см. Почва на 20—25% покрыта мелким щебнем и дресвой; в первом сообществе почва у поверхности дресвяно-тяжелосупесчаная, а во втором — мелкощебнисто-легкосуглинистая. Иногда проективное покрытие *A. g.* в подобных сообществах с господством *Festuca lenensis* бывает более значительным (но не больше 10%).

Сомон Тэвшрулэх расположен на северном макросклоне восточной части Хангая; нам удалось наблюдать *A. g.* и на южном макросклоне последнего, в Убурхангайском аймаке, в 30 км к ЮЮЗ от Арбай-Хэрэ,

[1] Эта подпровинция, как и следующая, расположенная восточнее, Даурская горнолесостепная подпровинция, входит в состав Хангайско-Даурской горнолесостепной провинции.

[2] Здесь и далее указывается общее покрытие растительности и покрытие отдельных видов растений в процентах от общей поверхности пробной площади (10×10 м).

у сопки Авзагахайрхан; высота местности над уровнем моря примерно такая же. На верхней части пологого склона восточной экспозиции невысокой каменистой сопки описано петрофитностепное разнотравно-тонконогое сообщество (участок № 17 1970 г.) с общим покрытием 60% и преобладанием Koeleria cristata (30%)+Arenaria capillaris (10%)+Artemisia frigida (10%) (+Arctogeron gramineum (2—3%)). Любопытно, что в составе этого участка в небольшом количестве (1—< 1%) встречаются южные степные виды: *Stipa klemenzii* Roshev., господствующий в травостое северных разностей пустынных северогобийских степей, и *Lagochilus ilicifolius* Bunge — типичное растение пустынных степей. Это объясняется тем, что к западу от р. Онгийн-Гол полоса сухих степей сильно суживается и пустынные степи относительно близко подходят к южному склону Хангая.

A. g. встречается иногда в составе зональных сообществ горнолесостепных районов. Так, я наблюдал его на юге Булганского аймака, между сомонными центрами Авзага и Бурэ-Хангай, на возвышенной межсопочной равнине (высота около 1400 м) в составе луговостепного сообщества с господством Koeleria cristata+Stipa baicalensis+Artemisia frigida; в меньшем количестве: *Poa attenuata* Trin., *Stipa krylovii* Roshev., *S. grandis* P. Smirn. (единично), *Stellaria dichotoma* L., *Potentilla multifida* L., *Stellera chamaejasme* L., *Gentiana decumbens* L. f., *Scabiosa comosa* Fisch., *Arctogeron gramineum* (L.) DC., *Leontopodium* sp., *Artemisia commutata* Bess. и др.

В пределах Даурской горнолесостепной подпровинции наши наблюдения касаются горнолесостепного района Хэнтэя (Юнатов, 1954) к югу от г. Улан-Батора.

В окрестностях г. Налайха, в урочище Холтын-Даба (около 1700 м над ур. м.), на пологом южном склоне со щебнисто-легкосуглинистой темнокаштановой почвой *A. g.* встречен в сообществе (участок № 1, 1970 г.) с общим покрытием 40—50% и с господством сизой Festuca valesiaca (15%)+Koeleria cristata (15%)+Artemisia commutata (10%) (+A. frigida (2%)). Покрытие *A. g.* невелико, < 1%, но на более защебненных участках оно увеличивается. Среди довольно обильного разнотравья (с покрытием у отдельных видов 1— < 1%) отмечены *Arenaria capillaris* Poir., *Alyssum lenense* Adam, *Polygonuma angustifolium* Pall., *Pedicularis flava* Pall., *Aster alpinus* L., *Rheum undulatum* L., *Echinops latifolius* Tausch и др.; на соседних участках — *Chamaerhodos altaica* (Laxm.) Bunge и др.

На сопках у железнодорожной станции Маньт среди богато разнотравно-злаковой степи (*Poa attenuata* Trin., *Aneurolepidium chinense* (Trin.) Kitag., *Koeleria cristata* (L.) Pers.; много также *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng; местами *Stipa krylovii* Roshev.) с луговостепным разнотравьем на каменистых выходах палеозойской горной породы массово встречается *A. g.*

В степях Забайкалья, бо́льшая часть которых в бассейне Селенги и Амура относится к той же Даурской горнолесостепной подпровинции, *A. g.* встречается очень часто. Очень хорошие данные о типчаково-хамеродосовой ассоциации в Онон-Аргунской степи (окрестности станции Хоронор) опубликовала А. А. Горшкова (1966). Приводимое ею описание сообщества дает возможность ознакомиться с составом и структурой этой ассоциации в восточном Забайкалье. Почва легкосуглинистая, сильно защебненная, темнокаштановая. Господствуют Festuca lenensis (25%)+ +Chamaerhodos trifida (25%)+Arctogeron gramineum (15%);[1] два последних вида — типичные петрофилы. В списке приводится 36 видов; из них большинство имеет покрытие < 1%; виды с покрытием в несколько процентов, но не больше 5%: *Poa attenuata* Trin., *Iris flavissima* Pall., *Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg., *Silene jenisseensis* Willd., *Papaver rubroaurantiacum* Fisch., *Oxytropis filiformis* DC.; петрофилы, имеющие покрытие

---

[1] В отношении покрытия *A. g.* в работе А. А. Горшковой имеется несоответствие: в табл. 6 указывается 15% покрытия, а в тексте (стр. 105) — «до 7%».

1%: *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey., *Amblynotus obovatus* (Ledeb.) Johnst. и др. По количеству зеленой массы разнотравье несколько преобладает над злаками.

В сухостепной полосе МНР (Восточномонгольская степная подпровинция) *A. g.* также встречается достаточно часто. И здесь он обычно приурочен к каменистым и щебнистым склонам сопок. Так, в пределах Баянцаган-сомона (68 км к северо-западу от станции железной дороги Чойр) *A. g.* был обнаружен нами на каменистой вершине маленькой сопочки совместно с отдельными дерновинками пустынностепного вида *Allium polyrrhizum* Turcz. К юго-востоку от станции Чойр в предгорьях большой гранитной сопки Богдо-Ула (у старого поселка Чойр) подушки *A. g.* наблюдались в расщелинах матрацевидных скал гранита совместно с пышными кустами *Artemisia rutifolia* Steph. и розовыми скоплениями *Thymus serpyllum* s. l.

Мы наблюдали *A. g.* и на крайнем южном пределе его распространения в Восточномонгольской степной подпровинции, на южной границе сухих степей. Так, между станциями Хора-Айраг и Чойр этот вид обнаружен в большом количестве в сообществе с господством *Stipa klemenzii* на каменистой вершине сопочки, где обнажается твердая сланцеватая палеозойская порода. В южной части полосы сухих степей, в 60 км к востоку-северо-востоку от аймачного центра Мандал-Гоби, *A. g.* встретился на каменистой вершине небольшой сопочки. Здесь по пологим склонам более низких сопок со сглаженными вершинами распространены довольно сильно выпасенные кустарниковые степи с более или менее равномерно разбросанными кустами *Caragana pygmaea*; в травяном покрове господствуют *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng и *Artemisia frigida* Willd., в меньшем количестве *Stipa krylovii* Roshev., *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn., *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz. и др. На каменистой вершине упомянутой выше сопочки общее покрытие растительности около 10%; преобладают Arctogeron gramineum+Arenaria capillaris.; в меньшем количестве: *Stipa krylovii* Roshev., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn., *Iris bungei* Maxim., *Orostachys fimbriata* (Turcz.) Berger, *Caragana pygmaea* (L.) DC., *Oxytropis aciphylla* Ledeb., *Haplophyllum dauricum* (L.) G. Don, *Peucedanum hystrix* Bunge, *Amblynotus obovatus* (Ledeb.) Johnst., *Artemisia frigida* Willd.; интересно присутствие здесь двух видов, характерных для пустынных степей, — *Oxytropis aciphylla* и *Iris bungei.*

Иногда *A. g.* входит, обычно в небольшом количестве, в состав сообществ зональных сухих степей. Приведу один пример. На северной окраине сухих степей, на юге Булганского аймака, в 4 км к востоку от поселка Авзага (Гурванбулаг сомон), *A. g.* встретился в сухой степи, в нижней части очень пологого шлейфа низкой сопочной гряды к межсопочной равнине; экспозиция юго-восточная; поверхность почвы на 70—80% усыпана дресвой и мелким слегка окатанным щебнем; темнокаштановая почва у поверхности дресвяно-пылеватосупесчаная. Общее проективное покрытие растительности 40—50%; преобладают Cleistogenes squarrosa (15%)+ +Stipa krylovii (8%)+S. baicalensis (7%)+Artemisia frigida (7%) (+Caragana pygmaea (3%)); кустики караганы мелкие; в малом количестве: *Koeleria cristata* (L.) Pers. (2%), *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn. (1%), *Poa attenuata* Trin. (у этого и последующих видов покрытие $<1\%$), *Carex duriuscula* C. A. Mey., *Sibbaldiantne adpressa* (Bunge) Juz., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Arctogeron gramineum* (L.) DC., *Artemisia scoparia* W. et K., *Serratula centauroides* L. и др.; на участке (№ 25, 1970 г.) около ара площадью всего 19 видов.

В одном случае в полосе сухой степи *A. g.* был встречен в сухой кустарниковой степи в большом количестве. Это было отмечено на увалистой сопочной гряде Тарцагт, на юго-востоке Центрального аймака (к западу от полотна железной дороги). Здесь на очень пологом взлобке с северной экспозицией мягкой по очертаниям сопочки со щебнисто-дресвянисто-супесчаной каштановой почвой было описано мозаичное сообщество (участок № 2, 1970 г.) с преобладанием Arctogeron gramineum (15%)+

+ Poa attenuata (5%) + Koeleria cristata (5%) || Caragana microphylla (30—35%) (+Aneurolepidium chinense (5%)). Растительный покров мозаичный: участки без караганы, занимающие 70—80% всей площади, с дресвяно-галечниковым покровом на поверхности (его покрытие 60—90%), чередуются с хорошо очерченными куртинами *Caragana microphylla* (Pall.) Lam., занимающими 20—30% всей площади. В куртинах караганы *A. g.* отсутствует. *Stipa krylovii* в этом сообществе встречается в небольшом количестве.

Как видно из вышесказанного, эколого-фитоценотическая амплитуда произрастания *A. g.* достаточно велика. Однако, видимо, в наибольшем количестве он встречается на каменистых вершинах или склонах сопок, где почвенный покров только начинает формироваться и где дерновинные злаки играют второстепенную роль, т. е. в начальных стадиях сукцессий на каменистых субстратах. При господстве злаков на еще сильно щебнистом субстрате на склонах сопок преимущественно южной экспозиции количество *A. g.* уменьшается. Встречается он обычно в небольшом количестве и в относительно разреженных сообществах луговых и сухих степей.

Вряд ли можно сомневаться, что это растение, родственное астрам и мелколепестникам (*Erigeron*), но сильно от них отличающееся по строению вегетативных органов, особенно листьев, должно быть отнесено, согласно Н. И. Кузнецову (1912), к «древним континентальным» и притом ксерофитным типам флоры Восточной Сибири. Возможно, что еще с конца третичного периода *A. g.* пережил все сложные перипетии четвертичного периода на северной окраине Центральной Азии.

М. А. Рещиков (1971 : 75, 76) относит этот вид к своей второй генетической группе видов [1] флоры степного Забайкалья, морфология и экология которых, по его мнению, свидетельствуют об их формировании «вероятно, в период похолодания в плейстоцене».

Известная криофильность свойственна почти всем степным растениям Центральноазиатской подобласти степной области Евразии. Однако, как указано выше, *A. g.* не произрастает в высокогорном и в верхах среднегорного пояса; это растение каменистых и щебнистых склонов в основном низкогорий и возвышенных равнин (пенепленов) севера Центральной Азии. Любопытно в этом отношении суждение об *A. g.* выдающегося знатока флоры гор Средней Азии и Древнего Средиземья в целом Попова (1963 : 99): «Среди сложноцветных (дауро-монгольских степей, — *Е. Л.*) поразительно выделяется род *Arctogeron*. . . — удивительные ксерофильные создания, похожие на древнесредиземноморские ксерофиты».

Arctogeron gramineum — это, если использовать понятие и термин кавказских ботанико-географов, «нагорный ксерофит» севера Центральной Азии.

ЛИТЕРАТУРА

Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, 67. — Комаров В. Л. (1907). Флора Маньчжурии, III. — Крылов П. Н. (1949). Флора Западной Сибири, XI. — Кузнецов Н. И. (1912). Опыт деления Сибири на ботаникогеографические провинции. Изв. Акад. наук, сер. 6, 6, 14. — Лавренко Е. М. (1970). Провинциальное разделение Центральноазиатской подобласти степной области Евразии. Бот. ж., 55, 12. — (Ледебур К. Ф.) Ledebour C. F. (1845). Flora rossica, II, p. 2. — Попов М. Г. (1959). Флора Средней Сибири, II. — Попов М. Г. (1963). Основы флорогенетики. — Рещиков М. А. (1971). К вопросу об истории степной растительности Забайкалья и геоботаническом районировании. В сб.: Естественные пастбища Забайкалья и приемы повышения устойчивости возделываемых растений к засухе и холоду. — Сергиевская Л. П. (1964). Флора Западной Сибири, XII (дополнительный том), ч. 2. — Тамамшян С. Г. (1959). *Arctogeron* DC. Флора СССР, XXV. — Фи-

---

[1] Группа эта очень гетерогенна и по экологии, и по возрасту, и по месту происхождения.

с ю н В. В. (1965). *Arctogeron* DC. Флора Казахстана, VIII. — Черепнин Л. М. (1967). Флора южной части Красноярского края, 6. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, 56.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 VIII 1972).

УДК 582.542.1 (519.3)

Н. В. Трулевич и Э. Ганболд

KOBRESIA ROBUSTA MAXIM. В МОНГОЛИИ [1]

С 2 рисунками

N. V. TRULEVICH AND E. GANBOLD. *KOBRESIA ROBUSTA* MAXIM. IN MONGOLIA

В августе 1970 года на левобережье р. Чулутын-Гол Архангайского аймака впервые для Монголии нами была найдена *Kobresia robusta* (Грубов, 1971), сбор повторен в июле 1971 г.

Kobresia robusta относится к монотипной секции *Psammostachys* Ivanova, характеризуется значительными морфологическими отличиями от остальных представителей этого рода и необычайной для кобрезий экологией, являясь псаммофитом. Это исключительно центральноазиатский вид, описанный из Тибета (Нань-Шань), распространенный в северо-восточном Тибете: Цайдаме (хр. Риттера), Чантане (хр. Пржевальского), Цинхае (побережье оз. Куку-Нор), Вейцзане (р. Алык-Норин-Гол); на песках в высокогорном поясе (Егорова, 1967).

Kobresia robusta найдена на небольшом по площади участке широкой террасы с песчаными наносами в долине реки в 1.5—2 км ниже глубокого каньонообразного вреза на абсолютной высоте около 2500 м над ур. м. (рис. 1).

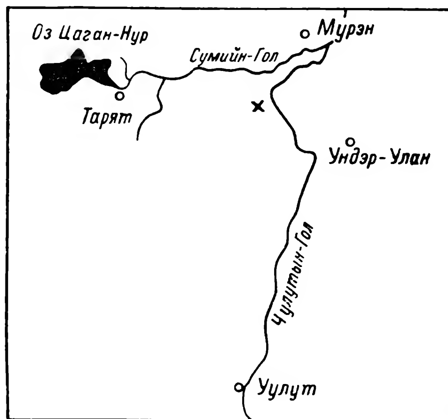


Рис. 1. Схематическая карта местонахождения *Kobresia robusta* (x).

Пески в долине р. Чулутын-Гол имеют форму барханов высотой 2—2.5 м, в подскальной части долины они образуют наносы в виде гребнеобразных склонов.

Барханы заходят под полог паркообразного лиственничника (рис. 2), расположенного на широкой террасе, с крупными, сильно ветвящимися, часто многоствольными деревьями, отстоящими друг от друга на расстоянии 10—15 м. В травяном покрове лиственничника преобладают явно степные растения: *Festuca lenensis* (до 7% покрытия), *Koeleria cristata* (2.5%), *Poa attenuata* (2.0%), *Arenaria capillaris* (1.5%), *Silene jenisseensis*, *Veronica incana* и др.

Проективное покрытие *Kobresia robusta* в травостое составляет 1.5—2% и лишь на склонах восточной экспозиции песчаных барханов, почти лишенных других растений, достигает 9%.

---

[1] Из работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

Фенологическое состояние	Вид	Проективное покрытие (в %)	Высота вегетативных и генеративных побегов (в см)
в п$_{1, 2}$	*Kobresia robusta* Maxim.	2.0	16/40
в б$_3$ц$_1$	*Koeleria cristata* (L.) Pers.	1.5	14/36
в ц$_3$	*Agropyron michnoi* Roshev.	2.0	11/42
в п$_1$	*Carex korshinskyi* Kom.	1.0	28/30
в б$_1$	*Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin. . .	1.0	26/28
в ц$_3$	*Festuca lenensis* Drob.	0.5	11/31
в п$_2$	*Poa attenuata* Trin.	S	5/30
в ц$_3$п$_1$	*Astragalus mongolicus* Bunge	3.0	40/45
в ц$_1$	*Arenaria capillaris* Poir.	1.0	3/15
в ц$_{1, 2}$	*Thymus gobicus* Tschern.	1.0	4/5
в бц$_1$	*Scabiosa comosa* Fisch.	0.5	6/19
в б$_3$ц$_1$	*Galium verum* L.	0.5	28/35
в ц$_1$	*Dianthus versicolor* Fisch.	S	10/15
в ц$_3$	*Dontostemon integrifolius* C. A. M. . . .	S	3/15
в ц$_3$п$_1$	*Thesium refractum* C. A. M.	S	6/8
в ц$_{1, 2}$	*Sanguisorba officinalis* L.	S	16/33
в	*Saussurea salicifolia* DC.	S	8/—
в ц$_3$п$_1$	*Androsace septentrionalis* L.	S	1/18
в б ц$_1$	*Linum baicalense* Juz.	S	—/30
в п$_{1, 2}$	*Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg.	S	9/24
в ц$_{2, 3}$	*Delphinium grandiflorum* L.	S	28/55
в ц$_{1, 2}$	*Valeriana officinalis* L.	S	10/36
в ц$_2$	*Potentilla viscosa* G. Don	S	17/28

У с л о в н ы е о б о з н а ч е н и я: в — вегетация, б — бутонизация, ц — цветение, п — плодоношение, 1 — начало, 2 — полное, массовое, 3 — окончание. S — проективное покрытие меньше 0.1%.

Наиболее характерными и занимающими наибольшие площади местообитаниями этого вида являются северные склоны барханообразных холмов (опис. 55 Н. В. Трулевич, 17 июля 1971 г.; см. таблицу).



Рис. 2. Разреженный лиственничник с *Kobresia robusta* на песчаных холмах.

На вершинах песчаных холмов, поросших *Dasiphora fruticosa*, в травостое наряду с единичными особями *Kobresia robusta* присутствуют такие степные и даже сухостепные виды, как *Artemisia frigida* и *Kochia prostrata*.

Наибольших размеров особи кобрезии достигают на склоне гребнеобразного увала в подскальной части долины, где диаметр дерновин средневозрастных особей составляет 50 см, высота вегетативных побегов — 30 см, генеративных — до 55 см; однако численность особей здесь незначительна.

Говоря о загадочном происхождении этого вида, Н. А. Иванова (1939) высказывает предположение о былом существовании его на территории Монголии и последующем вымирании. Находка *Kobresia robusta* подтверждает эти предположения, указывает на существование его в наше время и значительно расширяет район распространения этого редкого и интересного растения.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. (1971). Новое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики. Бот. ж., 56, 11. — Егорова Т. В. (1967). *Cyperaceae*. Растения Центральной Азии, 3. — Иванова Н. А. (1939). Род *Kobresia* Willd., его морфология и систематика. Бот. ж., 24, 5—6.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва
и Институт биологии
Академии наук
Монгольской Народной Республики,
Улан-Батор.

(Получено 16 III 1972).

УДК 581.9 (519.3)

В. И. Грубов

НОВЫЕ И РАНЕЕ НЕИЗВЕСТНЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ ВИДЫ[1]

V. I. GRUBOV. NEW AND UNKNOWN EARLIER SPECIES IN FLORA OF THE MONGOLIAN PEOPLES' REPUBLIC

В результате продолжающейся обработки гербарных коллекций, собранных Советско-Монгольской комплексной биологической экспедицией при полевых исследованиях 1970 и 1971 гг.,[2] было выявлено еще 13 видов, ранее неизвестных для территории Монгольской Народной Республики, в том числе 3 новых для науки.

Основная часть этих растений была найдена в ходе маршрутного обследования территории МНР флористическим отрядом, где высшие растения коллекционировали В. И. Грубов (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР), Н. Улзийхутаг (Монгольский государственный университет), Г. Цэрэнбалжид (Институт биологии АН МНР, 1970 г.) и Ш. Дарийма (студентка Монгольского государственного университета, 1971 г.). Далее имена коллекторов указываются только для тех растений, которые были найдены не упомянутыми членами флористического отряда, а участниками ботаникогеографического и (в одном случае) палеонтологического отрядов.

Из числа новых, впервые здесь описываемых видов особенно интересны два — подушковидная звездчатка и мелкий брахантемум.

Новая звездчатка образует плотные подушки до 30 см в диаметре и габитуально, и по морфологическому строению является настоящим

[1] Из работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.
[2] См. «Ботанический журнал», т. 56, 1971 г., вып. 11, стр. 1641—1643.

двойником своего монотипного сородича — тибетско-тяньшаньского альпийского *Thylacospermum caespitosum* (Camb.) Schischk. из той же трибы *Alsineae* семейства *Caryophyllaceae*. Как и этот последний, она встречается в высокогорном поясе, на высотах от 2750—2800 м и выше, на щебнисто-каменистых гребнях хребтов и на скалах в составе криофильных группировок подушечников и плотнодерновинных злаков (*Festuca*, *Poa*), а также среди осоково-кобрезиевых пустошей и, можно сказать, замещает *Thylacospermum* в высокогорьях Монгольского Алтая.

Брахантемум был обнаружен ботаникогеографическим отрядом в мелкосопочнике на территории Матад сомона в степной Восточной Монголии. Новый вид представляет собой биоморфологический аналог казахстанского *B. kasakhorum* Krasch. Это такой же мелкий ксерофильный полукустарничек с простертыми или восходящими побегами, заканчивающимися одиночными корзинками, приуроченный к аналогичным экологическим позициям — солонцеватым щебнистым гребням и вершинам сопок, где он входит в состав петрофитных сообществ.

B. kasakhorum Krasch. и вновь описываемый вид занимают окраинное положение в общем ареале рода на противоположных его сторонах — первый крайнее северо-западное, в южной полосе Казахского мелкосопочника, а второй — крайнее северо-восточное; ареалы их лежат в зоне сухих и пустынных степей. Оба эти вида морфологически несомненно регрессивные дериваты древнейших кустарниковых представителей этого рода, приуроченных к настоящим пустыням.

Третий новый вид — хризантема, найдена на сухом солонцеватом степном склоне долины Халхин-Гола и резко отличается своим ксероморфным обликом от обычной сибирской *Chrysanthemum zawadskii* Herb. (*Leucanthemum sibiricum* DC.).

Stellaria pulvinata Grub. sp. n. (sectio *Adenonema* Fenzl)

Perennis, caespitem densissimum pulviniformem laete viridem ad 30 cm in diametro formans. Radix caudiciformis lignosa. Tota planta glabra. Caules numerosissimi arcte congesti 3—10 cm longi subquadrangulares: folia arcte imbricata late lanceolata 2—3 mm longa et 0.8 mm lata acuminata sessilia, margine et nervo medio incrassata. Flores in pedicellis 2—3 mm longis ex axillis foliorum supremorum orientes solitarii numerosi campanulati; sepala 5, ovato-lanceolata, 2—2.5 mm longa herbacea marginibus scariosa viridula; petala nulla; stamina 10 disco glandulifero coronaceo assidentia quorum 5 basi glandula instructa, in planta masculina circa 1 mm longa, in planta feminina duplo-breviora antheris abortivis; ovarium 6-valve stylis tribus circa 1 mm longis, in planta masculina abortivum stylis duplo brevioribus. Capsula ovoidea circa 1 mm longo ad basin dehiscens.

T y p u s: Respublica Popularis Mongolia, Altai Mongolicus, mons Tsastu-Bogdo, declivum austro-orientale in fontibus Dzujlin-gol, 3300 m s. m. in cariceto-cobresietis in schistosis, 24 VI 1971, V. Grubov, N. Ulzijchutag, Sch. Darijma, in herbario Instituti Botanici Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur: isotypus in herbario Instituti Biologiae Acad. Sci. Respublicae Popularis Mongoliae (Ulan-Bator) conservatur.

Ab affini *S. petraea* Bunge statura pulviniformi et floribus minoribus tantum circa 2.5 mm longis apetalis solitariis bene differt.

Chrysanthemum chalchingolicum Grub. sp. n.

Rhizoma tenue repens ramosum caules floriferos solitarios et stolones foliigeros emittens. Caulis erectus 12—25 cm altus in dimidio superiore ramosus ut folia pilis scariosis simplicibus bifurcatisque sparse tectus, tantum sub capitula dense araneoso-pubescens. Folia opaco-viridia glanduloso-punctata, 1.5—2.5 cm longa pinnatisecta lobis 0.75—1.5 mm latis acutiuscúlis apice cartilagineis, radicalia et caulina inferiora in triente superiore lobulis bijugis donata, caulina media insuper lobulis parvis basa-

libus unijugis praedita, caulina suprema integra lanceolata ad 3 mm lata interdum lobulis parvulis basalibus unijugis praedita. Capitula apice ramulorum et caulis sita per 3—6 subcorymboso-congesta, cum ligulis 2—3 cm in diametro; involucri imbricati bi- tri-seriati squamae exteriores herbaceae lineari-lanceolatae, inferiores membranaceae vena viridi notatae, oblongae apice rotundatae laceratae brunnescentes; ligulae albae vel subroseolae elongato-ellipticae 9—11 mm longae et 3—5 mm latae; flores disci lutei; receptaculum planum foveolatum glabrum. Achenia?

Typus: Respublica Popularis Mongolia, vallis fluvii Chalchin-gol 12 km ad meridiem a loco Chuch-Undur-Obo, declive sinistrum vallis, in steppa sicca subsalsa, 15 VIII 1970, V. Grubov, N. Ulzijchutag et G. Tserenbalzhid, in herbario Instituti Botanici Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur; isotypus in herbario Instituti Biologiae Acad. Sci. Respublicae Popularis Mongoliae (Ulan-Bator) conservatur.

A proximo *Ch. zawadskii* Herb. statura humiliore, habitu xeromorpho, capitulis minoribus, foliis tenuisectis et habitatione stepposa differt.

Brachanthemum mongolorum Grub. sp. n.

Radix tenuis lignosa multiceps. Caules basi ramosissimi procumbentes radicantes lignescentes, rami abbreviati ascendentes, suffruticulum 5—8 cm in diametro et 2—5 cm altum formantes. Ramuli hornotini foliaque coerulescentes pilis bifurcatis et stellato-ramosis dense tecti. Folia 6—12 mm longa superne glanduloso-punctata, in triente vel dimidio superiore divisa; infima tripartita, superiora biternata et saepe insuper laciniis integris vel bifidis unijugis praedita. Capitula solitaria pedunculo gracili 6—9 cm alto foliis dissitis emarcidis tecto; involucrum cyathiforme, 6—7 mm in diametro et 5—6 mm altum quadriseriale, squamis imbricatis duabus seriebus externis brevioribus ovato-lanceolatis subacutis carinatis herbaceis margine scariosis, interioribus oblongis membranaceis in parte superiore scariosis apice recurvatis et lacerato-fimbriatis; receptaculum foveolatum glabrum. Flores et achenia ignoti.

Typus: Respublica Popularis Mongolia, ditio Orientalis, districtus Matad, pars orientalis montium Tsog-Undyr 16 km ad septentrio-orientem ab Ara-Dzhargalante hid, in coenosi petrophytica ad collium summitates, 23 VI 1971, B. Daschnjam, E. Isatschenko, Z. Karamysheva, E. Ratschkovskaja, G. Safronova, in herbario Instituti Botanici Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur; isotypus in herbario Instituti Biologiae Acad. Sci. Respublicae Popularis Mongoliae (Ulan-Bator) conservatur.

B. kasakhorum Krasch. simile sed capitulis longe pedunculatis cyathiformibus et foliis biternato-tenuisectis differt.

1. *Poa raduliformis* Probat. 1971, Novit. syst. pl. vasc. (Leningrad) 8 : 25. Монг. Алтай: верховья р. Кобдо, Даян-Нур, сев. склон Яман-Тау, 2450 м, лиственничный лес, 9 VII 1971. Определил Н. Н. Цвелев. — Лугово-лесной вид, видимо, гибридогенного происхождения. Описан из Приамурья.

2. *Epipogon aphyllum* (Schmidt) Sw. Монг.-Даурский округ: верхнее течение Иро-Гола в р-не Иро-сомона, сосново-березовый лес в сыром логу, 26 VIII; низовье Орхона в 25 км к в.-с.-в. от Шамора, сев. склон сырого лога, 21 VIII 1971, Н. И. Дорофеюк (палеонтол. отряд). Таежно-лесной евразиатский вид.

3. *Stellaria pulvinata* Grub. Монг. Алтай: Цасту-Богдо ула, юго-вост. склон в верховье Дзуйлин-Гола, ок. 3400 м, осоково-кобрезиевая заболоченная пустошь, на щебнистых участках, 24 VI; Хаджингийн нуру, Сэтэрхи хутуль, 2844 м, подушечники, 25 VI; Дуро нур, Мансар даба, 2766 м, по дороге на Дэлюн, холоднополынно-типчаковая с подушечниками горная степь на щебнистом гребне, 30 VI; водораздел Буянту и Булугуна на дороге Дэлюн — Куджурту, Ахунтын даба, 3050 м, осоково-кобрезиевая пустошь, на обнажениях, 2 VII 1971. Эндемичный высокогорный вид.

4. *Clematis aethusifolia* Turcz. Вост. Монголия: пески Молцок элесу в 12 км к югу от Дариганги, среди зарослей пустынного вяза, 6 VII 1971, Б. Дашням, З. Карамышева, И. Сафронова (ботаникогеогр. отряд). Северокитайский вид.

5. *Sterigmostemum sulfureum* (Banks et Soland.) Bornm. 1911, Beih. Bot. Centrbl. 28, 2 : 110 (*Sterigma sulfureum* DC.). Монг. Алтай: хр. Хасагту-Хайрхан, вост. оконечность у тракта Гоби—Алтай—Дариби, боковая падь с родничком к сев.-зап. от Чиндамани улы, на каменистом склоне юго-вост. экспозиции, 20 VI 1971. Восточносредиземный горно-пустынный вид.

6. *Draba multiceps* Kitag. 1935, Rep. 1 Sci. Exped. Manchoukuo, sect. IV, 2 : 18, fig. 6. Прихинганье: низовье Нумургиин-Гола между устьями Дэгэ-Гола и Баин-Гола, высота 980 по левому берегу, на вершине на защебненной почве в петрофитном сообществе, 17 VIII 1970. Вид описанный из степной Маньчжурии.

7. *Rosa spinosissima* L. Монг. Алтай: верховья р. Кобдо, Даян-Нур, сев. склон Яман-Тау, ок. 2550 м, скалистая вершина выше верхнего предела леса, под скалой, 9 VII 1971. Кавказско-евросибирской горностепной вид, образующий заросли.

8. *Euphorbia mandshurica* Maxim. Вост. Монголия: левобережье Халхин-Гола у горы Дэрхийн-Цаган-Обо, сопка 913, разнотравно-злаковая песчаная степь по склону сев. экспозиции, 16 VIII 1970, В. Грубов, Н. Улзийхутаг, Г. Цэренбалжид; в 35 км к юго-вост. от Хамар-Даба на Халхин-Голе, заросшие бугристые пески, 26 VI 1971, З. Карамышева, И. Сафронова; в 60 км к сев.-сев.-зап. от Тамцак-Булака, около колодца с координатами 47°30′ и 116°30′, разнотравно-тырсово-змеевковая степь, 27 VI 1971, Б. Дашням, Е. Исаченко, З. Карамышева, Е. Рачковская, И. Сафронова. Маньчжурский псаммофильный степной вид.

9. *Tamarix hispida* Willd. Гоби-Алтай: Хурху-Ула, ущелье Алтын ама в нижней части у второго родника, солончаковатое песчано-галечное днище, 27 VII 1970. Восточносредиземный пустынно-солончаковый вид.

10. *Convolvulus tragacanthoides* Turcz. Вост. Гоби: Хутаг-Ула в 60 км к юго-юго-вост. от Хубсугул сомона, подгорная равнина, колючеподушечник, 28 VII 1971, Е. Исаченко, Е. Рачковская. Центральноазиатский горный пустынно-степной и пустынный вид, распространенный от Вост. Тянь-Шаня до Ордоса и Лёссового плато: изолированный участок ареала находится в зап. Фергане.

11. *Chrysanthemum chalchingolicum* Grub. Вост. Монголия: левобережный склон долины Халхин-Гола, в 12 км южнее Хух-Ундур-Обо, солонцеватая сухая тырсово-змеевковая степь, 15 VIII 1971.

12. *Brachanthemum mongolorum* Grub. Вост. Монголия: в 5 км к сев.-вост. от Матад сомона, по каменистым вершинам сопок в петрофитно-разнотравных сообществах, 23 VI; западная часть гор Цог-Ундыр в 16 км к сев.-вост. от Ара-Джаргалантэ хида, на каменистых вершинах в петрофитно-разнотравных сообществах, 23 VI 1971, Б. Дашням, Е. Исаченко, З. Карамышева, Е. Рачковская, И. Сафронова.

13. *Echinops humilis* M. B. Монг. Алтай: низовье Тугурик (Дунду-Цэнхэр)-Гола у устья ущелья, на галечно-каменистом с валунами днище у левого берега, 27 VI 1971; ранее был найден — Гоби-Алтай: Нэмэгэту-Нуру, под центральной вершиной, ок. 2600 м, на южном каменистом склоне, 8 VIII 1948, В. Грубов, Алтайско-саянский горно-степной вид, считавшийся эндемом СССР.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 27 VI 1972).

УДК 581.84 : 582.796

А. С. Дариев

СРАВНИТЕЛЬНОАНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВИДОВ ТРИБЫ *HIBISCEAE* III. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА ВИДОВ РОДА *CIENFUEGOSIA* CAV.

С 1 рисунком

A. S. DARIEV. COMPARATIVE ANATOMICAL STUDY OF SPECIES OF *HIBISCEAE* TRIBE. III. LEAF ANATOMICAL STRUCTURE OF SPECIES OF THE GENUS *CIENFUEGOSIA* CAV.

При изучении строения листа 8 видов *Cienfuegosia* установлены корреляции между отдельными признаками, отмеченными ранее для видов *Gossypium* и *Thespesia*.

По признакам анатомического и морфологического строения листа африканские виды сближаются с некоторыми дикими американскими видами хлопчатника; американские же виды *C. heterophylla*, *C. jucatanensis* сближаются с *Thespesia populnea*, а *C. affinis* и *C. sulphurea* — с некоторыми австралийскими видами *Gossypium*. Экологически род *Cienfuegosia* занимает промежуточное положение между ксерофитными видами *Gossypium* и родом *Thespesia*.

Представители изучаемого рода распространены в Южной и Центральной Америке и Африке. Они являются кустарниками, полукустарниками и многолетними травами.

По Мартиусу (Martius, 1892) и Энглеру (Engler u. Prantl, 1895), род включает 20 видов, по Ульбриху (Ulbrich, 1914) — 25. Хатчинсон (Hutchinson, 1947), специалист по данному и другим родам *Malvaceae*, признает 6 видов в Америке и 5 — в Африке; 7 других австралийских видов он исключает из этого рода и включает их в *Gossypium*. В своей монографии рода *Cienfuegosia* Фриксель (Fryxell, 1969) описывает 18 видов, доводя до ранга вида формы, описанные Хатчинсоном (1947) как экологические разновидности того или иного вида.

Cienfuegosia привлекает внимание своим широким экологическим диапазоном. Мы встречаем здесь виды лесные, саванновые и пустынные.

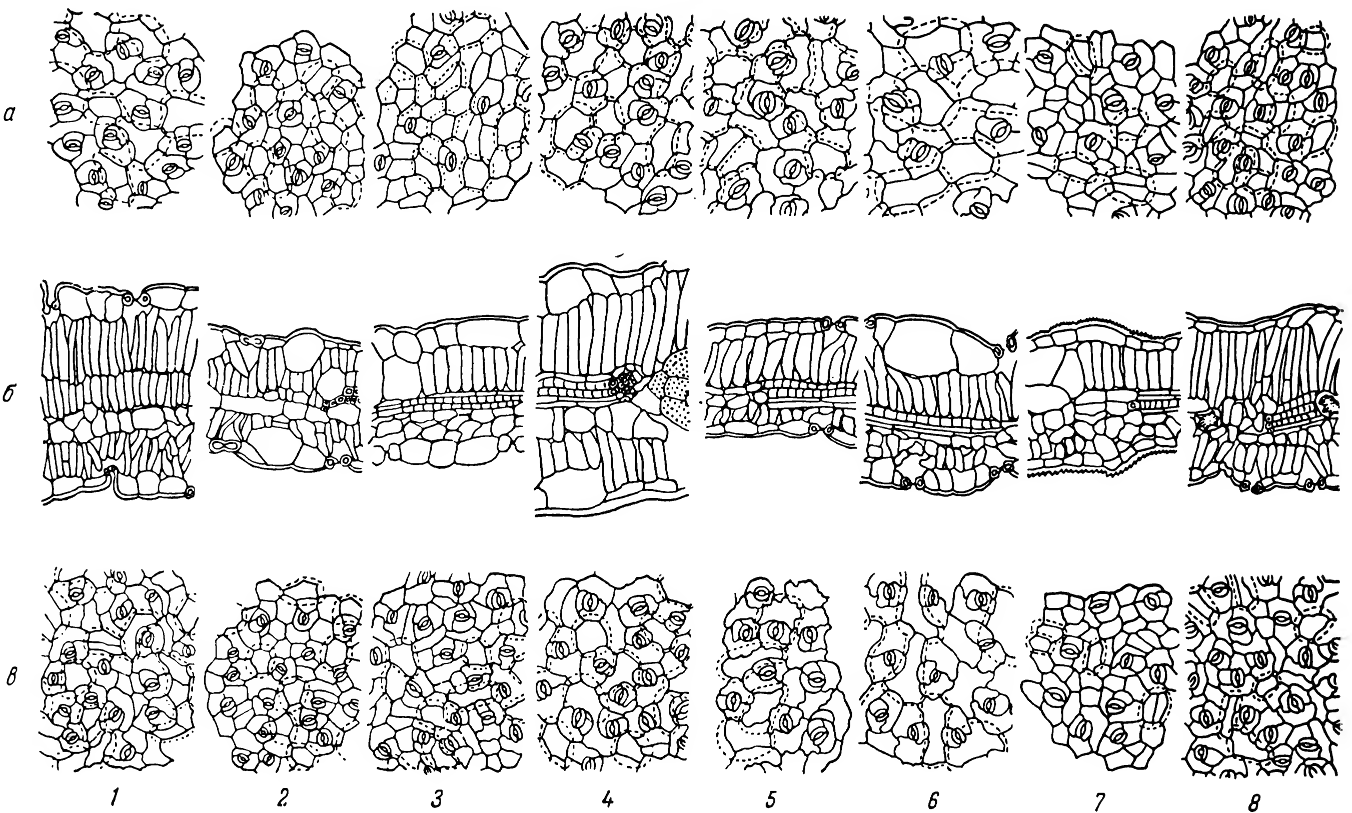
Задача нашей работы — изучение анатомического строения листа у видов *Cienfuegosia* с целью дополнить их характеристику, что необходимо для выяснения родственных связей как внутри рода, так и между ним и родом *Gossypium*, считающимся (Ф. М. Мауер, 1954 г.) предком рода *Cienfuegosia*.

Литературы по анатомии листа видов изучаемого рода нам не встречалось.

Янгман и Панде (Joungmann a. Pande, 1929), исследовавшие происхождение и эволюцию волосков у некоторых видов хлопчатника и рода *Thespesia*, установили 3 типа волосков: железистые, звездчатые — характерные для *Gossypium*, пельтатные — типичные для *Thespesia populnea* и *Lagunaria patersonii*. Кунтце (Kuntze, 1891), изучавший анатомические признаки сем. *Malvaceae*, сообщает о корреляции между густотой волосков и наличием большого числа устьиц на нижней эпидерме. По Меткафу и Чоку (Metcalfe a. Chalk, 1965), для всего сем. *Malvaceae* характерен анамоцитный тип устьичного аппарата, а коричневые железки (масляные железки) свойственны лишь представителям *Erioxylum*, *Ingenhouzia*, *Pavonia*, *Sida*, *Thespesia*.

Объектами нашего исследования стали листья *C. welshii* (T. Anders.) Garcke, *C. hildebrandtii* Garcke, *C. gerardii* Harv., *C. digitata* Cav. из Африки и *C. heterophylla* (Vent.) Garcke, *C. jucatanensis* Millsp., *C. affinis* (St. H.) Hochr., *C. sulphurea* (St. H.) Garcke из Южной и Центральной Африки. Листья этих видов изучены по гербарным образцам Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Листья *Cienfuegosia* сравнительно мелкие, у большинства видов почти голые, цельные, цельнокрайние, зубчатые или расчленены в различной



Строение листьев видов *Cienfuegosia* Cav.

1 — *C. welshii* (T. Anders.) Garcke; *2* — *C. hildebrandtii* Garcke; *3* — *C. gerardii* Harv.; *4* — *C. digitata* Cav.; *5* — *C. heterophylla* (Vent.) Garcke; *6* — *C. jucatanensis* Millsp.; *7* — *C. affinis* (St. H.) Hochr.; *8* — *C. sulphurea* (St. H.) Garcke. *а* — верхняя эпидерма; *б* — поперечный срез листа; *в* — нижняя эпидерма.

степени на доли. Африканские виды опушены редко расположенными звездчатыми волосками, американские — пельтатными и звездчато-войлочными различной густоты. Пластинка листа у большинства видов тонкая, лишь у более ксероморфных видов толщина пластинки превышает 0.2 мм. Строение мезофилла у африканских видов изолатеральное, за исключением *C. gerardii*, у которого оно дорзивентральное, у американских — дорзивентральное, лишь у *C. sulphurea* его строение изолатеральное. Нижние слои мезофилла рыхлые с развитыми межклетниками, достигающими 25—30% их объема у *C. heterophylla*, *C. jucatanensis* и *C. sulphurea*, у других — плотные со слабовыраженными межклетниками (см. рисунок).

В мезофилле листа имеются клетки со слизистым содержимым, особенно их много вокруг проводящих пучков и под волосками, где их размеры превышают размеры других клеток в 5—8 раз. Масляные железки очень редки в листьях *C. hildebrandtii* и *C. sulphurea*, много их у *C. digitata*, *C. jucatanensis* и *C. affinis*, другие виды по этому признаку занимают промежуточное положение.

Листья у африканских видов опушены редко расположенными короткими (реже — длинными) звездчатыми волосками; из американских видов у *C. heterophylla* и *C. jucatanensis* они опушены редкими пельтатными волосками (звездчатые встречаются очень редко), у *C. affinis* и *C. sulphurea* — частыми звездчато-войлочными.

Относительная величина площади поперечного сечения проводящего пучка главной жилки значительно выше у ксерофитных видов. Иначе говоря, у более мезофитных представителей сильнее паренхиматизация жилки.

Покровная ткань у *C. hildebrandtii*, *C. affinis*, *C. sulphurea* мелкоклетная, у других — крупноклетная, очертания боковых стенок — от прямолинейных до извилистых, проекция площади — от многоугольной до вытянутой.

Анатомическая характеристика листьев видов *Cienfuegosia* Cav.

Вид	Толщина пластинки листа (в мм)	Верхняя эпидерма: число устьиц на 1 мм²	Верхняя эпидерма: число эпидермальных клеток на 1 мм²	Верхняя эпидерма: число слизистых клеток на 1 мм²	Верхняя эпидерма: число волосков на 1 мм²	Нижняя эпидерма: число устьиц на 1 мм²	Нижняя эпидерма: число эпидермальных клеток на 1 мм²	Нижняя эпидерма: число слизистых клеток на 1 мм²	Нижняя эпидерма: число волосков на 1 мм²	Мезофил: высота клеток палисадной ткани (в мм)	Мезофил: число слоев палисадной ткани	Мезофил: коэффициент палисадности (в %)	Мезофил: число рядов губчатой ткани	Толщина верхнего и нижнего эпидермальных слоев (в мк)	Коэффициент водоносности (в %)	Величина площади поперечного сечения проводящего пучка (в % от площади сечения главной жилки)
Cienfuegosia welshii (T. Anders.) Garcke	0.203	233	916	200	4—6	308	1200	166	2	0.122	3 (4)	84.9	1	58	30	30
C. hildebrandtii Garcke	0.130	280	1216	135	16	410	1500	60	30	0.047	2	75.5	2	40	30	30.8
C. gerrardii Harv.	0.150	150	1041	608	4	291	1200	183	2	0.058	1	53	3	45	30	25
C. digitata Cav.	0.220	253	875	233	3	283	950	200	2	0.127	2	76.1	2	50	22.7	33
C. heterophylla (Vent.) Garcke	0.115	200	1100	210	8	285	1230	60	15	0.047	1	55.3	3	30	26	25
C. jucatanensis Millsp.	0.173	191	676	150	4	217	717	85	14	0.058	1	52.2	3	62	35	24
C. affinis (St. H.) Hochr.	0.128	266	1633	83	69	433	1950	40	145	0.047	1	51	3	36	17	27
C. sulphurea (St. H.) Garcke	0.163	430	1500	135	150	550	1640	69	50	0.096	2	70.8	2	28	28	30

Тип устьичного аппарата анизоцитный, околоустьичных клеток 3, они отличаются по форме и размерам (см. рисунок).

У листьев с изолатеральным строением клетки палисадной ткани неоднородны: клетки верхнего слоя длиннее клеток нижнего слоя. Мезофилл листа изученных видов малослойный, из 4, реже 3 слоев (см. рисунок).

Главная жилка листа у разных видов различается площадью поперечного сечения. Она большая у *C. affinis*, *C. sulphurea*, *C. welshii*, очень мала у *C. gerardii* и *C. heterophylla*. Другие виды по этому признаку занимают промежуточное положение (см. таблицу).

Для листьев представителей рода *Cienfuegosia* характерна корреляция между величиной площади поперечного сечения проводящего пучка главной жилки и коэффициентом палисадности. Например, у *C. jucatanensis* площадь поперечного сечения проводящего пучка главной жилки равна 24%, коэффициент палисадности — 52%, а у *C. digitata*, соответственно, они равны 34 и 76% (см. таблицу). Подобная закономерность для некоторых *Combretaceae* западноафриканской саванны была описана Б. Р. Васильевым (1969) и для большинства видов рода *Gossypium* — А. С. Дариевым (1971).

Характерными признаками для вида являются площадь поперечного сечения главной жилки и ее проводящего пучка, коэффициент палисадности, число устьиц и эпидермальных клеток для группы видов, тип волосков и строение мезофилла листа. Тип устьичного аппарата, число слоев мезофилла, наличие масляных железок вдоль жилки чашечки цветка и в мезофилле листа и большого числа слизистых клеток в эпидерме (на рисунке показаны пунктиром), корреляция между коэффициентом палисадности и величиной площади поперечного сечения проводящего пучка главной жилки, между числом волосков и устьиц на нижней эпидерме характерны для рода.

Обсуждение

Изучение анатомического строения листа видов *Cienfuegosia* позволяет выявить ряд общих признаков, свойственных этому роду, а также сходство и различие между ним и родом *Gossypium*. Виды как из Америки, так и из Африки, отличаются по некоторым анатомическим признакам, которые, по-видимому, связаны с экологическими условиями, в которых они произрастают. Листья *C. welshii* и *C. hildebrandtii* цельные или 3—5-мелкодольчатые, клинообразные у основания, листья *C. gerradii*-широкоовальной или почкообразной формы, с 3—5 тупыми дольками.

Как пишет Хатчинсон (1947), эти 3 вида образуют географический ряд, вытесняя друг друга с северо-востока на юго-запад, и являются единственными видами в роде, цветки которых завязываются на сросшихся цветоножках, либо симподиальных ветвях. Одинаковый коэффициент водоносности (30%), обнаруженный нами у этих видов, подтверждает их сходство.

У *C. digitata* листья пальцеобразно разделенные на (3) 5—7 долей, обратноланцетовидные.

Боковые стенки эпидермальных клеток верхней и нижней сторон листа у *C. welshii* и *C. digitata* слабо округло-извилистые, проекция площади этих клеток округлая или слегка вытянутая; у *C. hildebrandtii* и *C. gerardii* стенки верхней эпидермы прямолинейные, проекция площади клетки многоугольная, нижней — боковые стенки прямолинейные, проекция площади многоугольная или слегка вытянутая (рисунок, *1*, *а*, *4*, *а*, *1*, *в*, *4*, *в*). Строение листа видов из Африки изолатеральное, за исключением *C. gerardii* (*1*, *б*, *2*, *б*, *4*, *б*), с коэффициентом палисадности, соответственно, 84.9, 75.5 и 76.1%. У *C. gerardii* — дорзивентральное (*3*, *б*), с коэффициентом палисадности 53%. Высокий коэффициент палисадности у этих видов обусловлен экологическими условиями их местообитаний: *C. welshii* произрастает в тропической саванне юга Аравийского полу-

острова (Аден и район Сомали), где годовая сумма осадков не превышает 100—300 мм; вид *C. hildebrandtii* широко распространен в сухом лесу и ксерофильном редколесье Экваториальной и Южной Африки (Береговая Кения, Узамбара, долина Замбези, Южная Родезия, восточный Трансвааль и др.) с годовой суммой осадков 500—1000 мм; *C. gerardii* произрастает в таких же условиях, что и предыдущий вид, в ЮАР, где в течение года выпадает 800—1000 мм осадков.

Американские виды обитают в более разнообразных экологических условиях, чем африканские виды, они являются обитателями как тропической саванны и сухого леса, так и листопадного переменно-влажного и влажного вечнозеленого тропического лесов.

По форме листа они разделяются в основном на 2 группы: у *C. heterophylla*, *C. jucatanensis* и *C. affinis* листья цельные и цельнокрайние, ланцетовидные, в реже широкоовальные (у *C. heterophylla*); у *C. sulphurea* — округло-овальные, край городчатый. По типу волосков они также разделяются на 2 группы: у *C. heterophylla* и *C. jucatanensis* листья опушены редкими пельтатными, у *C. affinis* и *C. sulphurea* — густо расположенными войлочными волосками.

Покровная ткань листа первых двух видов крупноклетная, она сочетается с мелкоклетностью мезофилла. Подобное явление для ксерофитов нагорного Крыма описала Н. А. Козлова (1965) и для *Guiera senegalensis* (западноафриканская саванна) — Б. Р. Васильев (1969). Боковые стенки верхней и нижней эпидермы извилистые, проекция площади слегка вытянутая (см. рисунок, *5*, *а*, *6*, *а*, *5*, *в*, *6*, *в*). Эпидерма листа *C. affinis* и *C. sulphurea* мелкоклетная, сочетающаяся с мелкоклетностью мезофилла; очертания боковых стенок верхней эпидермы прямолинейные, проекция их площади прямоугольная, у нижней эпидермы соответственно очертания прямолинейные или округло-извилистые, проекция площади прямоугольная, реже — вытянутая (*7*, *а*, *8*, *а*, *7*, *в*, *8*, *в*).

C. affinis отличается от других видов тем, что поверхность кутикулы эпидермы листа складчатая (*7*, *б*), в связи с чем поверхность листа кажется бархатистой. Подобное строение имеют листья некоторых видов *Schefflera* Forst. et Forst. f. (Грушвицкий и Скворцова, 1969).

Из американских видов лишь *C. sulphurea* имеет листья с изолатеральным строением (*8*, *б*), в то время как листья *C. heterophylla*, *C. jucatanensis* и *C. affinis* дорзивентральные (*5*, *б*, *6*, *б*, *7*, *б*). Подобное строение объясняется условиями их местообитаний. Вид *C. welshii* распространен в ксерофильном редколесье, травяной саванне и сухих лесах Парагвая, Уругвая и Северной Аргентины с годовой суммой осадков 600—1500 мм; *C. heterophylla* — в листопадных и вечнозеленых переменновлажных лесах Колумбии и о-вов Тринидад и Кюрасао, где в течение года выпадает до 2500 мм осадков, а *C. affinis*— во влажных тропических лесах в Британской Гвиане, Венесуэле, Колумбии, Бразилии (Мату Гроссу, Минас Жерас, Пиауи), Парагвае с годовой суммой осадков 1000—3500 мм.

Анализ полученных данных позволяет сблизить африканские виды *Cienfuegosia* с дикими американскими видами хлопчатника — *Gossypium harkenessii*, *G. armourianum*, *G. klotschianum* — по типу и густоте волосков, строению мезофилла листа, типу устьичного аппарата, очертанию боковых стенок клеток и наличию слизистых клеток.

C. heterophylla и *C. jucatanensis* имеют много общих признаков с *Thespesia populnea*, это, в частности, тип и густота волосков, тип устьичного аппарата, очертания стенок эпидермальных клеток, строение листа и число слоев мезофилла.

Большое число звездчато-войлочных волосков, сочетающееся с большим числом устьиц и эпидермальных клеток нижней стороны листа, наличие слизистых клеток у *C. affinis* и *C. sulphurea* подчеркивают их близость с австралийскими видами хлопчатника — *G. australe*, *G. thespesioides*, *G. flaviflorum*.

Сопоставление анатомического строения листа видов *Gossypium*, *Thespesia* и *Cienfuegosia* позволяет присоединиться к мнению А. А. Гроссгейма

(1950) и Б. Р. Васильева (1969), которые, вопреки мнению А. Энглера (1879—1882), Б. А. Келлера (1929), Е. В. Вульфа (1944), не считают ксероморфогенез ведущей линией эволюции.

Экологически род *Cienfuegosia* занимает промежуточное положение между ксероморфными видами *Gossypium* и родом *Thespesia*.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев Б. Р. (1969). К анатомии листа некоторых *Combretaceae* Западно-африканской саванны. Бот. ж., 54, 7. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. История флор земного шара. — Гроссгейм А. А. (1950). Теория ксероморфогенеза и некоторые вопросы истории флоры. — Грушвицкий И. В. и Н. Т. Скворцова. (1969). Новая подсекция *Glummea* Grushv. et N. Skvorts. рода *Schefflera* Forst. et Forst. f. и ее состав. Бот. ж., 54, 1. —Дариев А. С. (1971). Анатомическое строение листьев некоторых видов рода *Gossypium* L. Бот. ж., 56, 6. — Дариев А. С. (1972). Анатомическое исследование листа пяти видов рода *Thespesia* Soland. et Corr. Бот. ж., 57, 8. — Келлер Б. А. (1929). Испарение у растений. Тр. Бот. опытн. ст. им. Б. А. Келлера, I. — Козлова Н. А. (1965). Ксерофиты нагорного Восточного Крыма. Проблемы совр. бот., 2. — Engler A. (1879—1882). Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt in den Florengebiete seit der Tertiärperiode, 1—2. — Engler A. u. K. Prantl. (1895). Die Natürliche Pflanzenfamilien, 3, 6. — Fryxell P. A. (1969). The genus *Cienfuegosia* Cav. (*Malvaceae*). Ann. Missouri Bot. Gard., 56, 2. — Hutchinson J. B. (1947). Notes on the classification and distribution of genera related to *Gossypium* L. — Joungmann W. A. a. S. S. Pande. (1929). The epidermal outgrowths of the genera *Thespesia* and *Gossypium*. Ann. Bot. (London). 43. — Kuntze G. (1891). Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Malvaceen. Bot. Centrbl., 45. — Martius F. Ph. (1892). Flora Brasiliensis, 12, 3. — Metcalfe C. R. a. L. Chalk. (1965). Anatomy of the dicotyledons, 1. — Ulbrich E. (1914). Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschicht und Pflanzengeographie.

г. Ташкент. (Получено 30 III 1971).

УДК [576.8.095.52+57] : 581.46 : 582.737

Г. Е. Капинос и А. А. Керимова

О ДИМОРФИЗМЕ И ФУНКЦИЯХ ЦВЕТКОВ И СОЦВЕТИЯ *ALBIZZIA JULIBRISSIN* DURAZZ.

С 6 рисунками

G. E. KAPINOS AND A. A. KERIMOVA. ON THE DIMORPHISM AND FUNCTIONS OF FLOWERS AND INFLORESCENCE OF *ALBIZZIA JULIBRISSIN* DURAZZ.

Проведено сравнительное морфологическое и эмбриологическое исследование цветков *Albizzia julibrissin* Durazz., показавшее, что терминальный цветок головчатого соцветия отличается от других цветков соцветия не только более длинным околоцветником, но и более коротким пестиком, срастанием тычиночных нитей с венчиком и наличием нектарников типа эмергенций. Установлено, что все цветки соцветия двуполые, однако главной функцией терминального цветка является не столько плодоношение, сколько привлечение к соцветию насекомых-опылителей. Впервые дается эмбриологическая характеристика этого вида, являющегося единственным древесным представителем сем. мимозовых во флоре СССР и относящегося к группе географических реликтов-адаптантов доарктотретичной флоры.

Известно, что в головчатом соцветии мимозовых 1 или 2 цветка, занимающих терминальное положение, заметно отличаются от других цветков более крупными размерами венчика и чашечки (Bentham a. Hooker, 1873—1876; Velenovsky, 1907—1913; Федоров, 1937).

Магешвари (Maheshwary, 1931) предположил, что диморфизм цветков соцветия мимозовых основан на их функциональной специализации и провел сравнительное исследование развития пыльцы и зародышевых мешков у терминальных и латеральных цветков соцветия *Albizzia lebbeck*. В ре-

зультате, однако, он пришел к выводу, что все цветки этого вида двуполые, никакого различия в их функциях нет и что латеральные цветки в силу своей большей численности завязывают плоды чаще, чем единственный терминальный цветок. В цветках *A. lebbeck*, независимо от их положения в соцветии, Магешвари часто наблюдал дегенерацию пыльцы и зародышевых мешков, гибелью которых он и объяснил опадение большого количества соцветий данного вида.

Ал. А. Федоров (1948), исследовавший морфолого-систематические особенности акации шелковой и других видов рода *Albizzia*, пришел к противоположному мнению. Он полагает, что функции цветков в соцветии *Albizzia* резко разграничены — соцветие-головка представляет собой типичный антодий, в котором только 1—2 терминальных цветка являются обоеполыми и плодущими, остальные цветки функционально мужские и выполняют роль тычинок.

В связи с расхождением мнений авторов по данному вопросу представляло интерес продолжить исследование диморфизма цветков у мимозовых, проследить эмбриологическую картину развития репродуктивных органов и попытаться уточнить функциональное значение терминального цветка в соцветии.

Акация шелковая *Albizzia julibrissin* Durazz.[1] — единственный древесный представитель сем. мимозовых во флоре СССР. Она принадлежит к очень древнему роду, который А. А. Гроссгейм (1940) относит к мезотермическим реликтам доарктотретичной флоры. Акация является географическим реликтом-адаптантом и легко внедряется в культуру, даже в условиях, далеких от климата ее родины. Это дерево средней величины с красивой ажурной кроной, дважды парноперистыми листьями и головчатыми соцветиями, объединенными в верхушечные крупные и сложные метелки. Нити длинных многочисленных тычинок мелких актиноморфных пятилучевых цветков акации окрашены в розоватый цвет и во время цветения придают дереву исключительную декоративность.

В пределах СССР акация встречается на Кавказе, в горах Талыша, на высоте до 100—300 м над ур. м., где она является одним из компонентов лесов нижнего горного пояса.

По эмбриологии акации данных нет, в связи с чем эмбриологический анализ этого вида представляет специальный интерес.

Материал для морфологических и эмбриологических анализов мы собирали в 1967—1969 гг. в Ленкоранском районе Азербайджанской ССР с дикорастущих деревьев акации, а также на Апшеронском полуострове в коллекционных насаждениях ботанического сада Института ботаники Академии наук Азербайджанской ССР (близ Баку). Проводились темпоральные фиксации соцветий, бутонов и пестиков в период бутонизации и цветения, (терминальные цветки фиксировались отдельно) жидкостью Карнуа (6 : 3 : 1) с последующим обезвоживанием и заключением в парафин по общепринятой методике. Исследование велось на постоянных препаратах, окрашенных железным гематоксилином по Гайденгайну. Толщина микротомных срезов от 5 до 24 мк, в зависимости от степени развития цветка. Морфологические анализы цветков проводились с помощью стереоскопического микроскопа МБС-1.

Результаты исследования

Морфологические анализы проведены на 2848 цветках из 150 соцветий, собранных в период массового цветения в нижней, средней и верхней частях сложной метелки акации. Исследованные головчатые соцветия содержали от 15 до 23 цветков, из которых, как правило, лишь 1 (терминальный) имел более крупные размеры; 2 таких цветка в одном соцветии встречались редко.

Выяснилось, что в Талыше у акации развиваются более многоцветковые соцветия, чем на Апшероне, где головки в среднем имели не более 19 цветков. В зависимости от положения соцветия в метелке количество цветков в головке варьировало незначительно.

[1] В дальнейшем тексте для краткости «акация», так как речь идет об одном и том же виде.

Все просмотренные цветки оказались морфологически двуполыми, однако терминальные цветки по длине пестика и завязи несколько уступали другим цветкам соцветия, значительно превосходя их по размерам чашечки, венчика и уровню срастания тычиночных нитей (см. таблицу). Кроме того, нити тычинок терминального цветка срастались с венчиком, в то время как у других цветков этого не наблюдалось. Длина тычиночных нитей всех цветков соцветия была почти одинакова и в среднем равнялась 34 мм.

Сравнительные данные некоторых морфологических особенностей цветков головчатого соцветия *Albizzia julibrissin* Durazz.

Признак	Терминальные цветки (в мм)	Латеральные цветки (в мм)
Длина пестика	22 (21—23)	24 (23—26)
» завязи	3.0	4.5
» тычиночных нитей	34.0	34.0
» чашечки	4.0 (3.5—4.5)	3.0 (2.8—3.0)
Высота венчика	10 (8—11)	7 (6—7)
» срастания тычиночных нитей	11 (9—12)	5 (4—5)
Срастание тычинок с венчиком	Есть	Нет
Нектарники	»	»

Примечание. Приведены средние данные из 50 измерений; в скобках указана амплитуда колебания длины членов цветка.

Основной особенностью терминального цветка акации, как показали морфологические анализы, является наличие на внутренней поверхности нижней части сросшихся тычиночных нитей нектароносной ткани, которой нет у остальных цветков соцветия (рис. 1). Н. Н. Карташова (1965) относит нектарники такого типа к эмергенциям, возникающим при делении клеток эпидермиса и субэпидермального слоя органов цветка.

Проследив развитие соцветия, мы убедились, что морфологическое обособление терминального цветка и усиленный рост венчика и чашечки начинаются именно во время заложения в нем нектароносной ткани (примерно в начале второй декады июня) и завершаются одновременно с формированием нектарников (в середине второй декады июня).



Рис. 1. Продольный разрез нижней части терминального цветка акации *Albizzia julibrissin* Durazz.
н — нектарники.

Для проверки фертильности латеральных цветков в хорошо освещенной части кроны, в средней и верхней части метельчатого соцветия, до начала цветения было выбрано 200 хорошо развитых головок. У 100 из них удалялись все бутоны, кроме обособившегося терминального, у остальных

100 удалялся только терминальный, более длинный бутон. Опыление цветков было свободным. В первом случае не было получено ни одного плода; из латеральных же цветков плоды завязались в 15 головках. Этот опыт показал, что латеральные цветки соцветия акации отнюдь не являются стерильными. Фертильность латеральных цветков подтвердилась эмбриологическими данными, а также наблюдениями в природе, где в одной головке нередко регистрировалось до 5 плодов.

Обратимся теперь к данным эмбриологического исследования, целью которого, в частности, было сравнение состояния и жизнеспособности гаметофитов в терминальном и латеральных цветках соцветия.

Строение андроцея и пыльника, микроспорогенез и мужской гаметофит акации шелковой

Андроцей цветка акации состоит из 28—32 гаплостемонных тычинок, расчлененных на длинную розовую тычиночную нить и маленький желтый пыльник. Тычиночные нити, как уже было отмечено ранее, срастаются в нижней части и образуют трубку.

Пыльник состоит из 4 гнезд, перетянутых посредине и разделенных поперечной перегородкой на 2 отделения или камеры. Всего в пыльнике 8 пыльцевых камер, расположенных в 2 этажа, по 4 камеры в каждом отделении.

В формировании пыльников и пыльцы терминального цветка не было замечено каких-либо отличий от других цветков соцветия.

Бугорки тычинок на точке роста цветка акации в природных условиях Апшерона закладываются в конце мая, после того как сформируются чашечка и венчик. Постепенно бугорки вытягиваются и дифференцируются на пыльник и тычиночную нить.

Строение наружной стенки микроспорангия и формирование тетрад микроспор и пыльцы акации показаны на рис. 2 и 3.

В каждом гнезде пыльника на ранней стадии его развития формируются центральный однорядный археспорий и первичный париетальный слой, клетки которого делятся периклинально и образуют 2 вторичных париетальных слоя. Затем клетки субэпидермального вторичного слоя еще раз делятся периклинально, формируя эндотеций и средний слой стенки пыльника, который, как правило, остается единственным. Внутренний вторичный париетальный слой не делится и в дальнейшем непосредственно развивается в тапетум. Таким образом, стенка пыльника акации формируется по двудольному типу, широко распространенному среди покрытосемянных растений (Davis, 1966).

На более поздней стадии развития в каждом гнезде пыльника образуется 4-рядный археспорий. В верхней, более узкой части пыльника археспорий может остаться 2-рядным. Формируется тапетум секреторного типа, клетки которого на всех этапах развития остаются одноядерными. Затем в полости разросшегося гнезда пыльника обособляются группы материнских клеток микроспор, каждая из четырех клеток, соединенных вместе. В эндотеции формируются фиброзные утолщения; средний слой и тапетум совершенно разрушаются и исчезают после окончания мейоза в материнских клетках микроспор, что происходит примерно в третьей декаде июня.

В результате мейоза из материнских клеток микроспор образуются полиады, состоящие из 4 тетрад микроспор каждая. Цитокинез в тетрадах происходит симультанно, клетки в них располагаются тетраэдрально, так же как это описано для *Neptunia* (Singh a. Shivapuri, 1935; Dhyansagar, 1952) и *Leucaena* (Dhyansagar, 1949).

Стенка зрелого пыльника состоит только из эпидермиса и фиброзного эндотеция; в полости такого пыльника содержатся полиады из 16 пыльцевых зерен двуклеточного типа. Полиады овальные, слегка сплюснутые, в среднем 94.2 мк в длину. Пыльцевые зерна выпуклые снаружи, клиновидно суживающиеся вовнутрь полиады, около 37 мк в диаметре.

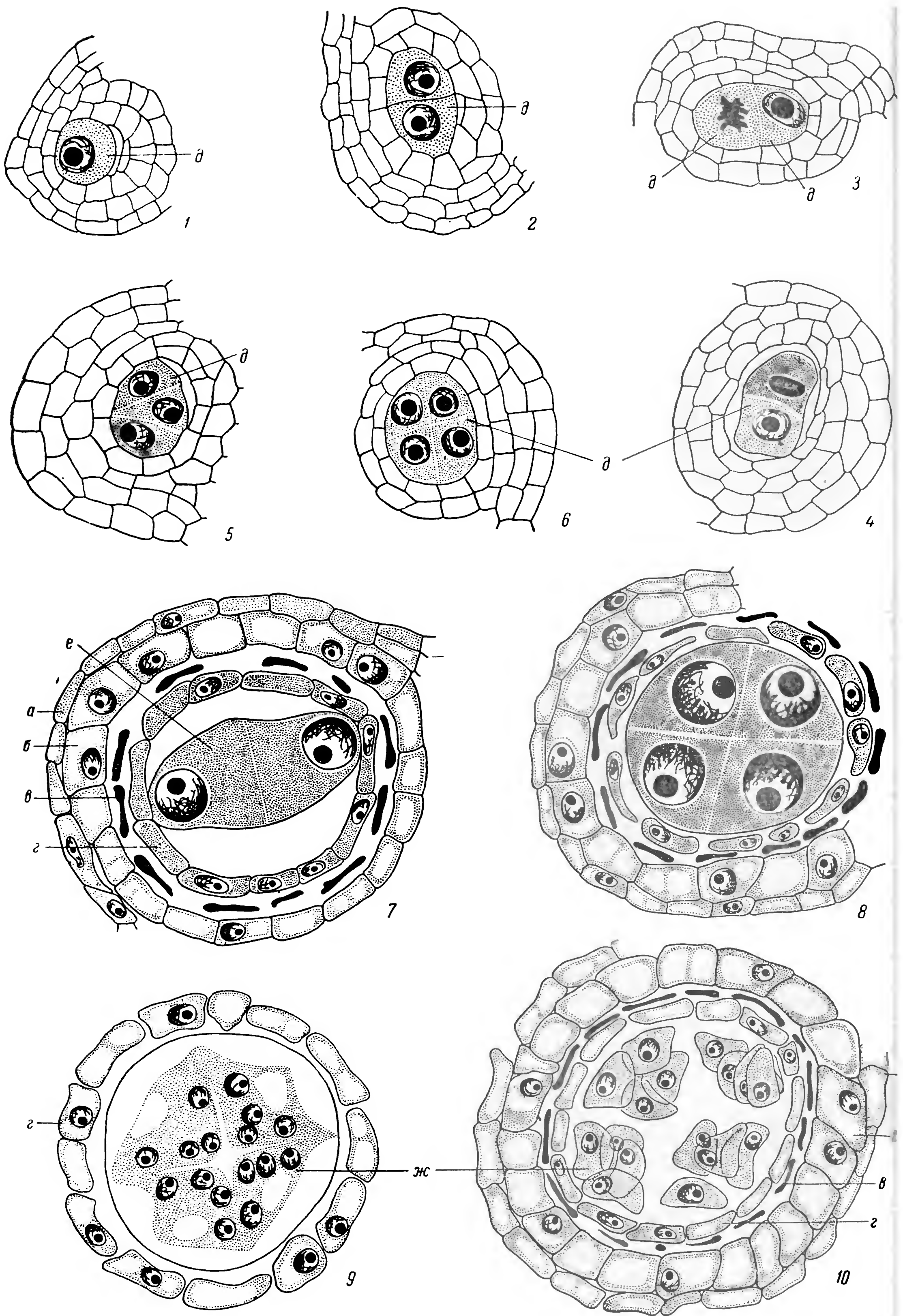


Рис. 2. Поперечные разрезы гнезда пыльника. (Увел. 900).

1—6 — гнезда молодого пыльника с 1-, 2- и 4-х рядным археспорием; на рис. 4 видна дегенерация одной из археспориальных клеток; *7—8* — гнезда пыльников с дифференцированной наружной стенкой и микроспороцитами, соединенными в группы по *2—4* клетки; *9—10* — тетрады микроспор до и после цитокинеза. *а* — эпидермис, *б* — эндотеций, *в* — средний слой, *г* — тапетум, *д* — археспорий, *е* — микроспороциты, *ж* — тетрады микроспор.

В процессе формирования пыльцы во всех цветках соцветия (в том числе и в терминальном) довольно часто наблюдалась дегенерация, впервые проявляющаяся в археспории и особенно сильно выраженная в микро-

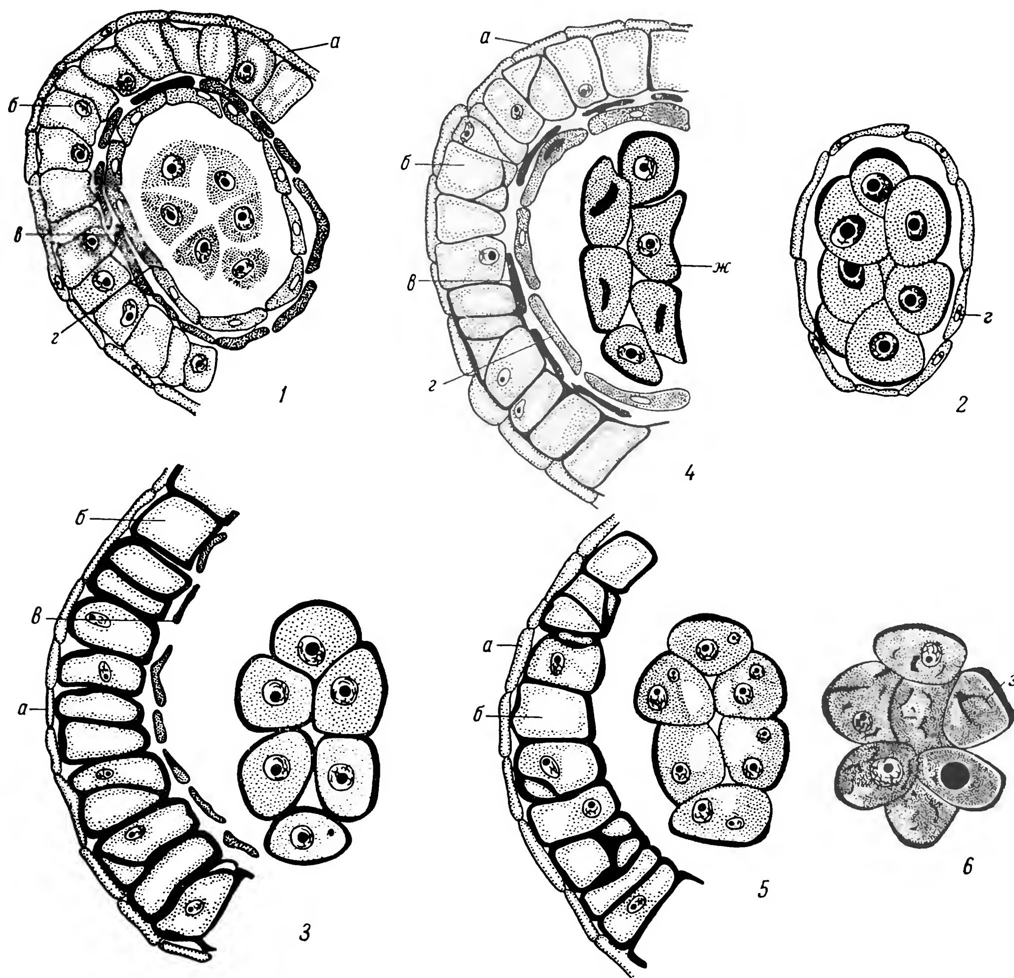


Рис. 3. Формирование пыльцы и строение наружной стенки зрелого пыльника. (Увел. 900).

1—3 — нормальные полиады микроспор; *4* — дегенерация отдельных микроспор в полиаде; *5* — полиада из двухклеточных пыльцевых зерен; *6* — дегенерация всей полиады. *а* — эпидермис, *б* — фиброзный эндотеций, *в* — средний слой, *г* — тапетум.

спорах и мужском гаметофите. Это приводит к тому, что в зрелой пыльце акации встречаются неполноценные или вовсе нежизнеспособные полиады. Вообще пыльники акации пылят слабо, что существенно затрудняет опыление.

Гинецей, семяпочка, макроспорогенез и женский гаметофит акации шелковой

Гинецей акации состоит из единственного плодолистика и расчленен на небольшую удлиненную завязь с 10—16 семяпочками, нитевидный длинный столбик (стилодий) и маленькое рыльце. Семяпочки анатропные, крассинуцеллятные, двупокровные. Внутренний интегумент двуслойный, наружный слой состоит из 3—4 рядов клеток.

В процессе развития валики интегументов растут неравномерно, районы их наиболее интенсивного роста располагаются супротивно, а линии верхних краев интегументов по отношению к оси нуцеллуса — наискось,

крест-накрест. В результате формируется широкое, не закрывающее верхнюю часть нуцеллуса микропиле, составленное с одной стороны внутренним, с другой стороны наружным интегументом (рис. 4).

Бугорок плодолистика закладывается в конце мая. В июне на субмаргинальной плаценте полости завязи уже наблюдается 2 ряда бугорков семяпочек по 5—8 в каждом ряду. Единственная гиподермальная клетка женского археспория отделяет кроющую клетку, из которой путем делений формируется 5—7 париетальных слоев. Изредка в нуцеллусе наблюдались 2 археспориальные клетки, однако дальнейшее развитие получала лишь одна из них.

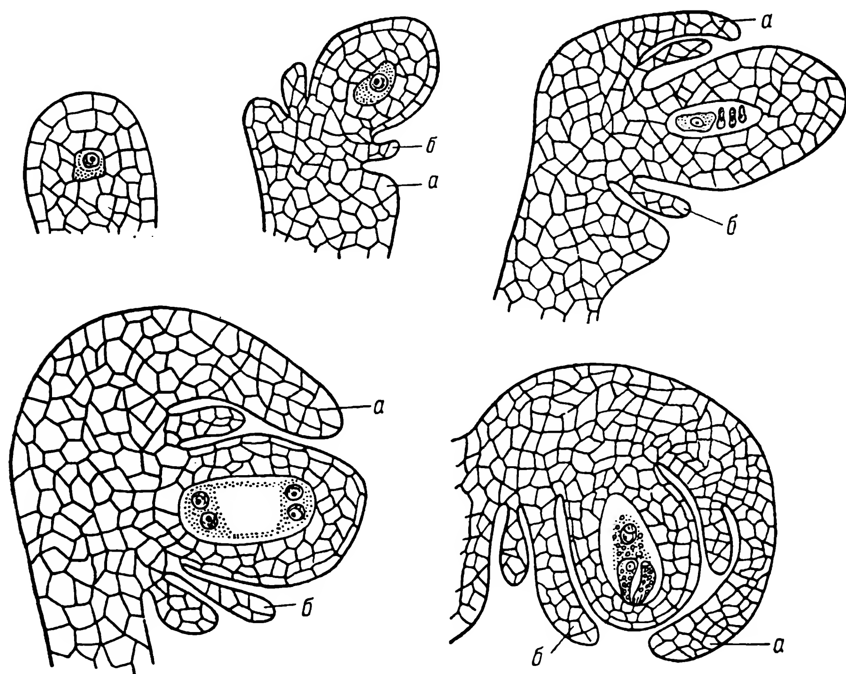


Рис. 4. Развитие семяпочки акации шелковой (схематизировано, с постоянных препаратов). Широкое микропиле составлено с одной стороны наружным (*а*), с другой — внутренним интегументом (*б*).

Зародышевый мешок акации восьмиядерный, *Polygonum*-типа, синергиды имеют нитчатый аппарат, яйцеклетка обычного строения, антиподы небольшие, эфемерные. Зрелые зародышевые мешки акации содержат большое количество крахмальных зерен, которые обнаружены также в клетках нуцеллуса, интегументов, фуникулуса и завязи.

Сравнительное исследование женской сферы цветков акации показало, что пестики, семяпочки и зародышевые мешки имеются не только в терминальном, но и во всех других цветках соцветия-головки. Однако как и в пыльниках, в семяпочках нередко можно наблюдать дегенерацию женского гаметофита — на дву-, четырех- и восьмиядерной стадиях, независимо от положения цветка; терминальный цветок в этом отношении никаких преимуществ не имеет.

На рис. 5 показаны развитие женского гаметофита терминального цветка и наиболее часто встречающиеся варианты его дегенерации. Как видно из рисунка, ядра микропилярного конца зародышевого мешка подвергаются дегенерации чаще, чем ядра халазального конца. Отмечены случаи, когда зародышевые мешки семяпочек терминального цветка оставались недоразвитыми или неоплодотворенными, в то время как в других цветках того же соцветия происходило двойное оплодотворение, развивались зиготы и эндосперм ядерного типа (рис. 6). Во время тройного

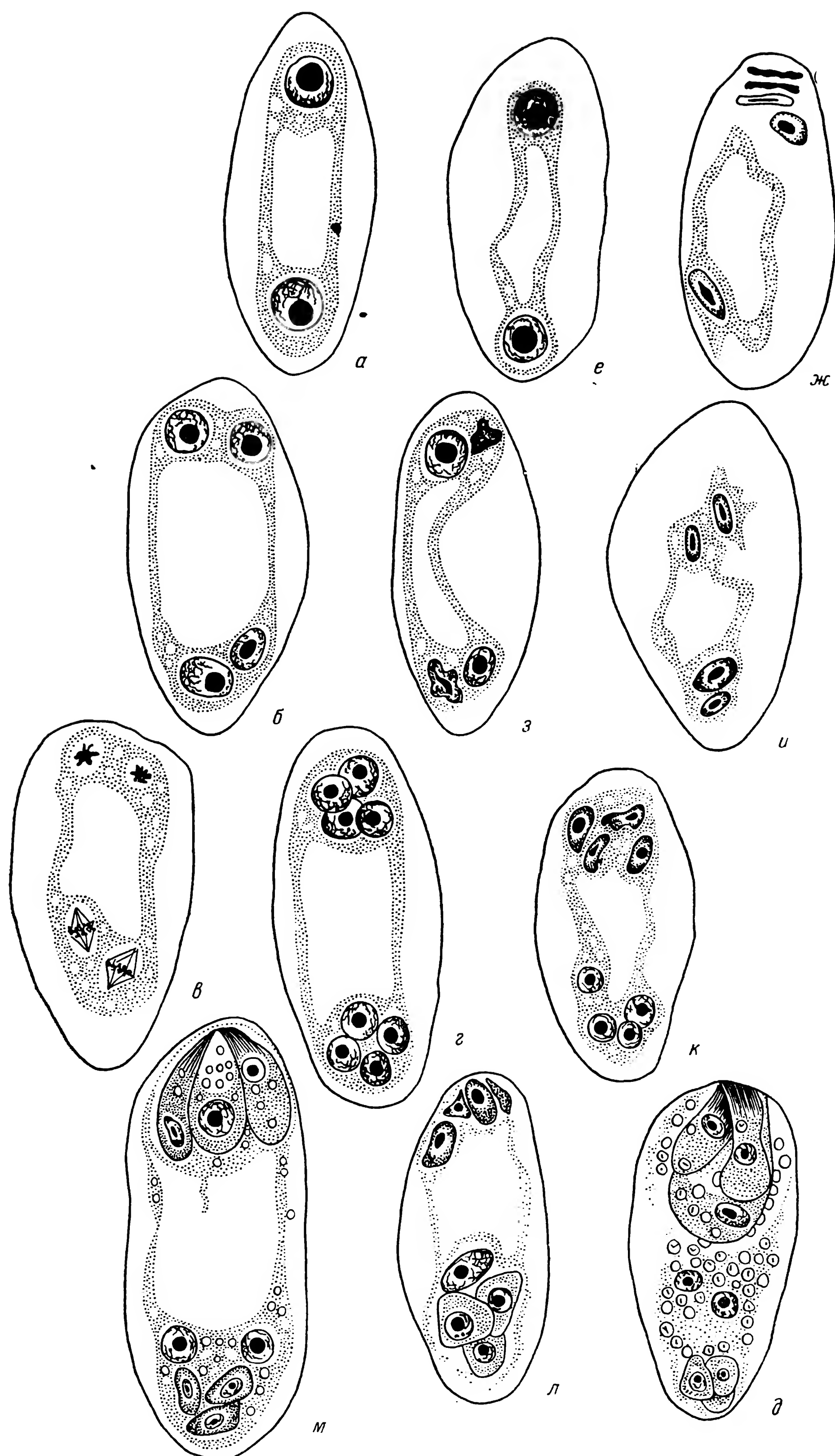


Рис. 5. Развитие женского гаметофита в терминальном цветке. (Увел. 900).

а, б, в, г, д — нормальные зародышевые мешки на разных стадиях развития; *е, ж, з, и, к, л* — различные варианты дегенерации ядер в зародышевых мешках; на микропилярном конце дегенерация наблюдается чаще, чем на халазальном; *м* — аномальное положение полярных ядер около антипод.

слияния спермий сперва объединяется с одним из полярных ядер, находящихся в тесном контакте. Первичное ядро эндосперма делится раньше зиготы, которая претерпевает период подготовки к делению. Вскоре после

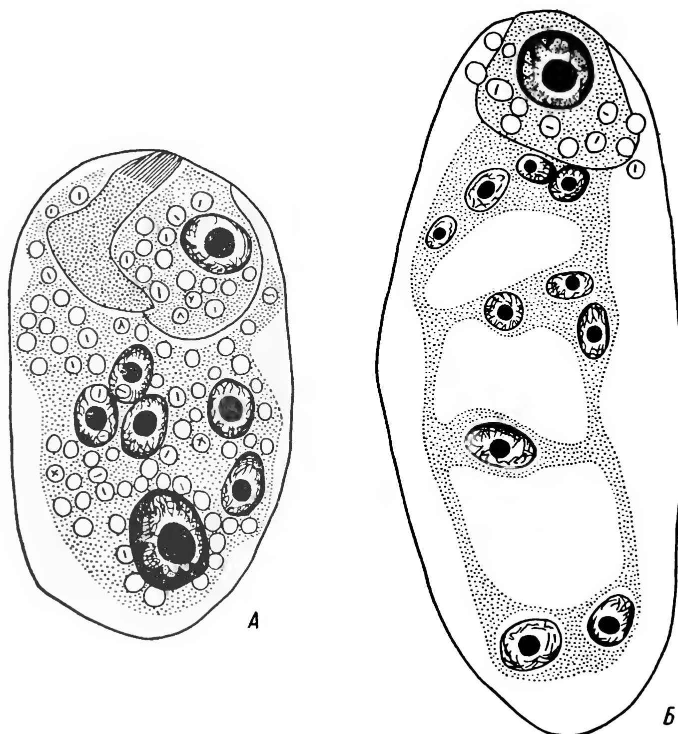


Рис. 6. Зигота и ядерный эндосперм в зародышевых мешках латеральных цветков соцветия акации шелковой. (Увел. 900). По мере развития эндосперма количество крахмальных зерен в зародышевом мешке уменьшается.

оплодотворения и развития шаровидного зародыша и клеточного эндосперма в интегументах происходят структурные изменения, приводящие к образованию семенной кожуры.

Заключение и выводы

Итак, морфологическое и эмбриологическое исследование показало, что как терминальный, так и латеральные цветки акации двуполые. В пестиках латеральных цветков имеются семяпочки с фертильными зародышевыми мешками, развивающиеся в семена.

Терминальный цветок отличается от других цветков соцветия не только более длинным околоцветником, но и более коротким пестиком, срастанием тычиночных нитей с венчиком и наличием нектарников на внутренней поверхности нижней части трубки, образованной сросшимися тычиночными нитями.

Полученные данные убеждают в том, что головчатое соцветие акации нельзя считать антодием, хотя функции цветков в нем действительно разграничены. Однако главной функцией терминального цветка является не столько плодоношение, сколько привлечение к соцветию насекомых-опылителей при помощи нектарников, отсутствующих у других цветков. Это согласуется с тем, что опыление цветков акации затруднено особенностями строения пыльцы, собранной в полиады. По-видимому, совершенствование механизма опыления является важным направлением в эволюции мимозовых.

Явления дегенерации пыльцы и зародышевых мешков, так же как и случаи срастания двух завязей в одном цветке и двух нуцеллусов в од-

ной семяпочке, которые нередко наблюдались нами в цветках акации, следует рассматривать как проявление общей тенденции к редукции, присущей эволюционному развитию мимозовых. В специализированном терминальном цветке явления срастания, а следовательно и редукции, выражены сильнее, чем в латеральных цветках соцветия.

В связи с изложенным, вывод Магешвари (1931) о функциональной равнозначности терминального и латеральных цветков соцветия мимозовых, как нам представляется, нуждается в поправке, так как он справедлив лишь в отношении их половой детерминации.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1940). Реликты восточного Закавказья. — Карташова Н. Н. (1965). Строение и функции нектарников цветка двудольных растений. — Федоров Ал. А. (1937). К морофологии цветков некоторых видов рода *Acacia*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. I, 2. — Федоров Ал. А. (1948). Материалы к эволюции некоторых представителей семейства мимозовых. В сб.: Флора и систематика высших растений. — Bentham G. a. J. D. Hooker. (1873—1876). Genera plantarum, 11. — Davis G. (1966). Systematic embryology of the Angiosperm. — Dhyansagar V. R. (1949). Embryological studies in the *Leguminosae*, I, Contribution to the embryology of *Leucaena glauca* Berth. J. Ind. Bot. Soc., 28, 2. — Dhyansagar V. R. (1952). Embryological studies in the *Leguminosae*. IV. A contribution to the embryology of *Neptunia triquetra* Benth. Proc. Ind. Acad. Sci., ser. B, 36, 1. — Maheshwary P. (1931). Contribution to the morphology of *Albizzia lebbeck*. J. Indian Bot. Soc., 10, 4. — Singh B. a. T. Shivapuri. (1935). The gametophytes of *Neptunia oleracea*. J. Proc. Indian Acad. Sci., ser. B, 1. — Velenovsky J. (1907—1913). Vergleichende Morphologie der Pflanzen.

Институт ботаники
им. В. Л. Комарова
Академии наук
Азербайджанской ССР,
Баку.

(Получено 2 VI 1971).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.524.44 (479.24)

Л. И. Прилипко

ГЕОБОТАНИКА В АЗЕРБАЙДЖАНЕ ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ И ПУБЛИКАЦИЙ

L. I. PRILIPKO. GEOBOTANY IN AZERBAIJAN. A SURVEY OF INVESTIGATIONS AND PUBLICATIONS

В статье освещаются результаты ботанических и, в частности, геоботанических исследований, которые были проведены в Азербайджане в дореволюционный период и после победы Советской власти. Отдельно характеризуются достижения за советский период в области целевых геоботанических исследований различных частей республики, работы по картированию, классификации и районированию растительности.

Намечаются первоочередные задачи дальнейших геоботанических исследований в Азербайджане в области изучения структуры и функций фитоценозов и растительного покрова, а также для разрешения практических вопросов по кормовой проблеме, в помощь лесному хозяйству, природному и сельскохозяйственному районированию, определению путей рационального использования природной растительности и охраны природы. Отмечается необходимость развития культур фитоценологии и индикационной геоботаники и расширения стационарных исследований.

Собственно геоботанические исследования начали проводиться в Азербайджане после победы Советской власти. В дореволюционное время исследователи весьма слабо посещали Кавказ и, в частности, Восточное Закавказье. Натуралисты-естествоиспытатели XVIII и начала XIX в. не только изучали посещаемые ими места в ботаническом отношении, но интересовались также другими разделами естествознания — биологией, минералогией и особенно зоологией. Первые ботанические исследования Закавказья были проведены в 1700—1702 гг. известным ученым Турнефором. Позже, в 1724—1725 гг., на Кавказе путешествовал первый ботаник Российской Академии наук Буксбаум.

Многое было сделано в области изучения флоры Кавказа экспедициями Санкт-Петербургской Академии наук. Богатый флористический материал в различных частях Кавказа был собран в конце XVIII в. С. Г. Гмелином младшим, Гольденштедтом и Палласом. Во многих лесных районах Азербайджана побывал Х. Х. Стевен; в 1805 г. он экскурсировал в окрестностях старой Гянджи, в 1810 г. был на Кубе, поднимался на вершины гор Шахдаг, Тфандаг, путешествовал по южному склону Большого Кавказа (Шемаха, Вандам, Нуха), заезжал в Баку и Елисаветполь.

В начале и середине XIX в. в отдельных частях Восточного Кавказа ботанические исследования со сбором богатых коллекций растений осуществлены Э. К. Эйхвальдом (1820), Ф. Гогенакером (в Талыше, 1834—1835), К. Кохом. Исследования этого периода были началом ботанического изучения Кавказа.

В результате этих исследований постепенно раскрывались богатства природной флоры Кавказского перешейка и создавались предпосылки для дальнейших более углубленных и в известной мере обобщающих исследо-

ваний не только природной флоры, но и растительного покрова. Уже с конца XIX и более широко в начале XX в. появляются работы с более или менее детальными описаниями растительности Кавказа и его отдельных частей, представляющие научный интерес и дающие ценные материалы к познанию весьма сложного растительного покрова перешейка (Г. И. Радде, Я. С. Медведев, М. Н. Смирнов, Ю. А. Воронов, Ф. П. Кёппен, В. Н. Липский, Н. И. Кузнецов, И. Я. Акинфиев, А. Фомин, Н. А. Буш, Д. И. Сосновский, А. А. Гроссгейм и др.).

В Азербайджане в тот период еще не было своих ботанических учреждений, а отдельные исследователи, спорадически посещавшие территорию Восточного Закавказья, увозили с собой собранный ими ботанический материал.

Далее, вскоре после победы Советской власти, в Азербайджане наступил новый период в развитии ботанической науки, характеризующийся общим подъемом и развитием ботанических исследований, проводившихся планомерно, целеустремленно, с учетом первоочередных задач и интересов народного хозяйства.

Начало развития ботанической науки в Азербайджане было тесно связано с открытием здесь ряда высших учебных заведений. На ботанических кафедрах, организованных в вузах, было начато изучение флоры, стали составляться первые научные коллекции азербайджанских растений, зарождались исследования по различным ботаническим дисциплинам, в том числе по геоботанике.

Исключительное значение в ботаническом изучении Азербайджана и в развитии здесь ботанической науки имела деятельность академика Александра Альфонсовича Гроссгейма, переехавшего из Тбилиси в Баку в 1927 г. Все ботанические исследования в Азербайджане в период 1924—1947 гг., т. е. почти на протяжении четверти века, были связаны в той или иной степени с его именем. Ботанические работы в этот период проводились при непосредственном его участии, под его руководством, или его учениками, ставшими вскоре самостоятельными исследователями.

Начальный этап изучения природных богатств республики в советский период был связан с деятельностью организованного в Баку Общества обследования и изучения Азербайджана.

Развитию ботанических и, особенно, геоботанических знаний во многом способствовали хозяйственные учреждения, организовавшие широкие специальные исследования в республике в связи с освоением новых земель, улучшением естественных сенокосов и пастбищ, использованием природных растительных ресурсов и др.

Огромное значение в первичном изучении растительности и флоры республики имели организованные впервые Наркомземом Азербайджанской ССР геоботанические исследования зимних и летних пастбищ, проводившиеся с 1927 по 1932 г. под руководством А. А. Гроссгейма и имевшие целью урегулирование пастбищного хозяйства республики. Обследованием были охвачены все низменные, горные и высокогорные районы республики с естественными кормовыми угодьями, используемыми в качестве пастбищ и сенокосов. Был собран огромный гербарный материал, сделано множество полевых описаний растительности, составлены первичные карты размещения растительных сообществ на кормовых угодьях, определена урожайность травостоев пастбищ и сенокосов и др. Результаты работ по геоботаническому обследованию пастбищ незамедлительно опубликовывались, в связи с чем ко времени окончания работ по первой паспортизации пастбищ Наркомземом Азербайджанской ССР было выпущено 24 выпуска трудов по зимним и летним пастбищам; особого внимания заслуживает выпуск 1 серии А «Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ» (1929) и выпуск 5, серия С «Проблемы и методика работ на геоботанических стационарных пунктах» (1931 г.), написанные Гроссгеймом. Многие геоботанические описания, сделанные во время геоботанического обследования пастбищ, и до сего времени не утратили своего значения и являются единственными для целого ряда районов республики.

В результате своих геоботанических исследований Гроссгейм разработал идею о закономерностях формирования и дальнейшего развития примитивных открытых полупустынных группировок растительности и предложил оригинальную схему путей развития наиболее совершенных лесных и степных ассоциаций.

В более поздние годы Гроссгейм наряду с крупными и весьма ценными для науки работами в области систематики и флористики, занимавшими центральное место в его научной деятельности, сделал еще очень многое в области геоботаники. Необходимо отметить монографию «Растительный покров Кавказа», работы в области картирования и районирования растительности Кавказа, Закавказья и Азербайджана. Книга «Растительный покров Кавказа» вышла в свет после смерти автора, и ее появление явилось новым этапом в истории геоботанического исследования Кавказа.

Дальнейшее развитие научных исследований определило необходимость создания республиканского научно-исследовательского центра. Осень 1932 г. знаменуется открытием в Баку Азербайджанского отделения Закавказского филиала Академии наук СССР (АзОЗФАН), в котором на базе ботанической секции АзГНИИ (Азербайджанский научно-исследовательский институт) организуется Ботанический сектор АзОЗФАН.

В ботаническом секторе АзОЗФАН сосредоточиваются главнейшие ботанические научно-исследовательские работы республики. Первым и бессменным директором этого Института вплоть до 1947 г. был А. А. Гроссгейм. Впоследствии Институту ботаники было присвоено имя президента Академии наук СССР В. Л. Комарова.

С 1945 г., после создания в республике Академии наук, научно-исследовательская работа в Институте ботаники получает еще большее и разностороннее развитие. В настоящее время Институт ботаники им. В. Л. Комарова является главным научным ботаническим учреждением республики, в нем сосредоточены основные кадры ботаников Азербайджана, ведущие научно-исследовательскую работу по широкому тематическому плану.

Основная научно-исследовательская работа в области геоботаники в республике проводится в Институте ботаники АН Азербайджанской ССР, некоторые геоботанические исследования ведутся также в Азербайджанском государственном университете имени С. М. Кирова, в Азербайджанском сельскохозяйственном институте (Кировабад) и, отчасти, в Азербайджанском педагогическом институте.

Ниже сообщаются сведения об основных научных достижениях этих учреждений в области геоботаники по отдельным важнейшим направлениям.

Изучение растительности отдельных районов и целевые геоботанические исследования

Природная растительность Азербайджана, как и растительный покров всего Кавказского перешейка, отличается большим разнообразием.

На сравнительно небольшой территории республики представлены леса горные и низменные, широколиственные и хвойные, своеобразное аридное редколесье, полупустынная и отдельными фрагментами пустынная растительность, степи и полустепи, предгорные, горные и высокогорные, нагорноксерофитная растительность сухих областей республики, луговая субальпийская, альпийская и чальная (низинная) растительность, скальноосыпная, преимущественно горная и высокогорная и, наконец, водноболотная растительность.

Все эти типы состоят из множества растительных сообществ, в совокупности образующих пестрый растительный покров, в значительной части, особенно на низменностях, замененный полями с культурными растениями, создающими на больших площадях культурные ландшафты.

Перечисленные выше типы растительности республики к настоящему времени изучены неодинаково. Наиболее детально изучена полупустынная, лесная, высокогорная луговая, нагорно-ксерофитная растительность. Многое еще предстоит сделать в области изучения водно-болотной, скально-

осыпной и степной растительности, да и по изучению названных выше типов остаются неразрешенными многие вопросы.

Изучение полупустынной растительности Кура-Араксинской низменности и других районов с полупустынной растительностью проводилось в связи с сельскохозяйственным освоением и орошением низменностей, в связи с проблемой создания в этих районах устойчивой кормовой базы, улучшением зимних пастбищ. Из относительно недавно опубликованных геоботанических работ, отражающих результаты изучения полупустынной растительности Азербайджана, можно назвать следующие: «Генгизовые полупустыни Азербайджана и их кормовое значение» (Алиев, 1954), «Полынная полупустыня зимних пастбищ Азербайджана» (Исаев, 1957) и некоторые другие работы этого автора, «Растительность Кура-Араксинской низменности» (Алиев, Исаев и др., 1965 [1]). Специально для целей улучшения зимних и летних пастбищ издана на азербайджанском и русском языках брошюра «Улучшение и рациональное использование зимних и летних пастбищ Азербайджана» (1965 г.), написанная коллективом геоботаников Института ботаники, нашедшая большой спрос у работников пастбищного хозяйства республики.

В последние годы подвергнуты монографическому изучению полынные формации Закавказья (Р. А. Алиев), проводились работы по изучению динамики фитомассы эфемеровой, эфемерово-полынной и солянково-полынной ассоциаций (С. Ю. Алиев, 1964 г., 1965 г.). Завершена работа по изучению растительности прикаспийских песков, в результате чего выявлено все разнообразие ассоциаций этих местообитаний, установлен их флористический состав, дана характеристика их строения, экологии и намечены пути их рационального использования (Агаджанов, АГУ).

Некоторые работы посвящены вопросу связи растительных ассоциаций с почвами Кура-Араксинской низменности и с типами засоления (У. Малина, И. Щипанова и др.).

Хотя в своей статье мы стремились главным образом отразить направление геоботанических исследований и основные достижения республиканских научных учреждений, созданных в советское время (Институт ботаники АН Азерб. ССР, Азгосуниверситет и др.), но, говоря о достижениях последних лет в области изучения полупустынной растительности республики, нельзя не отметить книгу «Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Кура-Араксинской низменности Закавказья», изданную АН СССР в 1962 г. в Ленинграде. Авторами этого капитального труда являются И. Н. Бейдеман, долгое время работавшая в Институте ботаники АН Азерб. ССР еще при жизни А. А. Гроссгейма, З. Г. Беспалова, научный сотрудник Ботанического Института АН СССР, и А. Т. Рахманина, воспитанница Азербайджанского государственного университета, в настоящее время работающая также в Ботаническом институте АН СССР. Отмеченная книга представляет собой сборник, содержащий результаты эколого-геоботанических агромелиоративных исследований Кура-Араксинской низменности. Статьи сборника посвящены изучению естественных и антропогенных смен сообществ в растительном покрове, корневых систем растений, водного и солевого режимов почвы в их тесной взаимообусловленной связи.

В первые годы после организации сектора ботаники АзОЗФАНа специальному изучению лесной растительности уделялось мало внимания. В этот период леса изучались попутно с геоботаническим обследованием всего растительного покрова отдельных районов или попутно с целевыми исследованиями растительности (Гейдеман, Прилипко, Ярошенко), но отдельные работы этого периода были посвящены специальному изучению лесной растительности. Так, в 1929 г. Л. И. Прилипко детально обследовал в геоботаническом отношении территорию Ленкоранской лесной опытной станции, охватывавшей в то время леса нижнего,

[1] Раздел «Растительность» в сборнике «Природные условия и ресурсы Кура-Араксинской низменности», Изд. АН Азерб. ССР, Баку, 1965.

среднего и верхнего горных поясов в Ленкоранском и Астаринском районах, по долине р. Вашарючай. По материалам этих обследований Гроссгейм и Прилипко была издана в 1931 г. работа «Очерк растительности территории Ленкоранской лесной опытной станции» с картой. В этой работе впервые выделяются и описываются лесные ассоциации главнейших лесных формаций Талыша, рассматриваются в поясном разрезе вторичные группировки, их происхождение и сукцессионные изменения.

В 1930—1932 гг. геоботанические исследования лесной растительности несколько расширились. В это время была детально изучена растительность бассейнов нескольких горных речек Нухинского, Белоканского, Закатальского и Кахского районов (Долуханов, Тумаджанов). В опубликованных работах (1938 г.) помимо геоботанической характеристики растительности и типологического расчленения лесов обследованных ущелий уделяется большое внимание вопросам защитной мелиоративной роли растительности. Придерживаясь взглядов В. Н. Сукачева того периода времени, А. Т. Долуханов и И. И. Тумаджанов при выделении и описании типов леса принимали последний как синоним растительной ассоциации.

В последующие годы в лесах Талыша изучалось естественное возобновление древесных пород (Прилипко, 1945а), на третичных хребтах Боздага был обследован своеобразный массив аридного (фисташниково-арчевого) редколесья (Прилипко, 1947), в Самухской долине в связи с перспективой создания Мингечаурского водохранилища были обследованы тугайные леса, подлежащие затоплению (Прилипко, 1948).

В связи с отсутствием в республике в то время ведомственного научно-исследовательского института по лесу многие вопросы лесного хозяйства и лесоразведения разрешались тогда силами Института ботаники. В 1949 г. в этом Институте был организован Отдел леса, который занимался разработкой вопросов, связанных с полезащитным лесоразведением и упорядочением лесного хозяйства в горных лесах водоохранного и почвозащитного значения. В Отделе был разработан ассортимент древесных и кустарниковых пород для полезащитных лесных полос и произведено его районирование (Прилипко). Выполнена работа лесохозяйственного направления по горным дубравам республики и предложены мероприятия по их улучшению и восстановлению (Бандин). Проведены обследования лесов Талыша и Закатальского района в связи с развитием культуры чая и др. В этот же период издается книга «Защитное лесоразведение» (Сафаров, 1958).

В 1950 г. в республике был организован Азербайджанский научно-исследовательский институт лесного хозяйства и агролесомелиорации, в котором стали разрабатываться актуальные вопросы лесного хозяйства и лесомелиорации. В связи с этим в Институте ботаники Отдел леса в структурном отношении вновь влился в Отдел геоботаники, и научно-исследовательская работа по лесу была сосредоточена в основном на разработке вопросов лесной геоботаники, лесоведения, типологии, на изучении биологии и экологии лесных пород, составлении справочников по дендрофлоре, по изучению анатомии и физико-механических свойств древесины.

В 1945 г. выходит в свет монография «Лесная растительность Азербайджанской ССР» (Прилипко, 1945б), явившаяся результатом многолетних исследований лесной растительности. В книге впервые детально охарактеризовано все разнообразие лесной растительности Азербайджана, дается типологический состав лесов республики, причем для многих лесообразующих пород типы леса выделяются и характеризуются впервые (железное дерево, граб кавказский, дуб каштанолистный, клен бархатистый и др.). Тип леса в работе принят в соответствии с определением этого понятия по лесной типологии в Москве в Институте леса АН СССР в 1950 г. В книге дается оригинальная схема антропогенных смен железнякового леса, показывающая ряд деградационных смен железнякового леса к травянистым сообществам. Особый интерес представляет схема деления Азербайджана на растительные ландшафты и лесорастительные районы, основанная на детальном анализе всей совокупности физико-географической среды с учетом роли человека в создании ландшафтов культурной растительности.

В этой же работе дается анализ дендрофлоры республики, раскрывается ее богатство, особенности и сообщаются оригинальные данные по биологии и экологии отдельных видов деревьев и кустарников.

• В 1962 г. вышел в свет сборник «Важнейшие древесные третичные реликты Азербайджана». Он посвящен результатам изучения биологии, экологии, рациональным приемам культуры интереснейших и ценных реликтовых древесных пород, произрастающих в лесах Азербайджана (железное дерево, дуб каштанолистный, шелковая акация, сосна эльдарская).

В последние годы проводятся специальные исследования различных сторон жизни леса и, в частности, исследования, направленные на изучение влияния лесной подстилки и травяного покрова на возобновительные процессы, на изучение динамики фитомассы и продуктивности насаждений и др. В Институте ботаники организован Отдел лесоведения.

Луговая растительность республики наиболее детально изучена в высокогорьях Большого Кавказа (в пределах Азербайджана).

В 1970 г. В. Д. Гаджиевым опубликованы отдельной книгой итоги работы по изучению высокогорной растительности Большого Кавказа (Гаджиев, 1970). Эта книга составлена с использованием накопленного материала исследователей дореволюционного периода, советского времени (Бейдеман, Гейдеман, Долуханов, Исаев, Прилипко, Тумаджанов, Ал. и Ан. Федоровы, Ярошенко и др.) и данных личных исследований автора. Еще ранее (1963) была опубликована другая книга Гаджиева, в которой характеризуется субальпийская растительность Большого Кавказа. В нескольких его работах (1960 г., 1961 г., 1962 г., 1964 г., 1965 г.) анализируется видовой состав и дается геоботаническая характеристика выделенных высокогорных ассоциаций, затрагиваются вопросы динамики, классификации и районирования. С учетом данных высокогорного стационара, на котором проводились опыты в период с 1954 по 1963 г., собственных маршрутных исследований и материалов второй паспортизации пастбищ произведена оценка их кормовых достоинств и намечены пути улучшения и рационального использования. В этом же массиве изучены наиболее злостные сорняки пастбищ и выявлена степень засоренности ими (Вагабов, 1966).

В последние годы в субальпийском поясе Закатальского государственного заповедника изучена динамика фитомассы некоторых типичных ассоциаций субальпийских лугов (Эфендиев, 1968 г.).

В гораздо меньшей степени изучена высокогорная луговая растительность Малого Кавказа и Талыша; на Малом Кавказе детальные геоботанические исследования начали проводиться лишь в последнее время.

Имеются довольно подробные геоботанические характеристики распространенных на Кура-Араксинской низменности (и других низменностях) группировок чально-луговой растительности. Одна из чально-луговых формаций — заросли ценной в лекарственном и техническом отношении солодки *Glycyrrhiza glabra* — подверглась более детальным геоботаническим исследованиям (Мусаева, 1967 г., 1968 г.).

Изучение своеобразной нагорно-ксерофитной растительности, свойственной горным сухим районам республики, проводилось в основном в Нахичеванской АССР, в этом классическом крае нагорных ксерофитов республики с оригинальной флорой иранского и переднеазиатского типа. Специальные исследования растительности Нахичеванской АССР стали развиваться с 1913 г. и интенсивно продолжались до 1934 г. Изучением растительности отдельных частей республики в этот период занимались Гейдеман, Исаев, Карягин, Прилипко и некоторые другие, но наиболее детально растительность всей республики была обследована в 1931—1934 гг. В монографии «Растительные отношения в Нах. АССР» (Прилипко, 1939) подытожены четырехлетние геоботанические исследования этого края. В этой книге до сего времени наиболее полно характеризуется природная растительность автономной республики, излагается история ботанического изучения Нахичевани в до- и послереволюционное время; на основе данных геологического прошлого и палеонтологических находок показана смена растительных ландшафтов с третичного периода,

освещаются общие характерные черты растительности с анализом поясных явлений, детально описываются, в связи с условиями окружающей среды, типы, формации и ассоциации, встречающиеся на территории республики в их динамике, сделаны предложения по их возможному использованию. Позже в Нахичеванской АССР изучались природные кормовые ресурсы (Гаджиев), предгорные полынные формации (Р. А. Алиев), изучалась фитомелиоративная роль растительности в связи с селевыми потоками (Гаджиев, Зангиев, Прилипко) и др. Детального изучения нагорно-ксерофитной растительности других сухих областей Азербайджана (Степное плато, Диабар, Джебраил и др.) до сего времени не проводилось; имеется лишь геоботанический очерк Шекинского нагорья, до сего времени сохранивший научную ценность (Сахокиа, 1931 г.). Позже этим же автором в Тбилиси была составлена обобщающая работа по нагорно-ксерофитной растительности Закавказья. На Боздаге аридное редколесье было подвергнуто специальному изучению (Прилипко, Чернявская и Виноградов и др.).

Среди растительности степного типа изучены в геоботаническом отношении бородачевые полустепи (Пипик, Прилипко) и высокогорные типчаковые и пестроовсяницевые степи (Гаджиев, Гейдеман, Прилипко, Ярошенко).

Мало еще изучена весьма своеобразная растительность скал и осыпей, горных и высокогорных. В последнее время некоторые сдвиги в этом направлении имеются в отношении геоботанического изучения скально-осыпной растительности высокогорий Большого Кавказа (Гаджиев).

В последнее время более детальному изучению подвергнута водно-болотная растительность. Опубликован ряд статей, характеризующих флору и растительность водоемов Талыша и ряда других районов республики (Р. А. Алиев, 1963 г., 1967 г., и др.).

Картирование растительности

Для начального этапа работ по картографии растительности Азербайджана большое значение имела карта растительности Закавказья, составленная Гроссгеймом и изданная в красках в 1930 г. на 8 листах с приложением краткого пояснительного текста. На карте схематически показан восстановленный растительный покров Закавказья и, что особенно ценно, впервые для Закавказья в графической форме отчетливо отражены закономерности распределения естественной растительности.

Трудоемкая работа по картированию растительности проводилась в Азербайджане в различных районах, в различных масштабах и с различной целью. Масштаб и нагрузка ботанических карт обусловливались целевыми задачами исследований и запросами заинтересованных организаций.

Параллельно с геоботаническим обследованием естественных кормовых угодий и других объектов составлялись сводные карты растительности по обследованным районам, многие из которых опубликовывались. Например, карта растительности Мильской степи (Гроссгейм, 1930 г.), карта растительности Муганской степи (Гроссгейм, Прилипко, 1929 г.), геоботаническая карта Опытного лесничества в Ленкоранском районе (Гроссгейм, Прилипко, 1931), карты растительности левобережной и правобережной частей Казахского района (Гроссгейм, Колаковский, 1929 г., 1930 г.), карта растительности Сальянской степи (Гейдеман, Дорошко, 1931 г.), карта растительности Ширванской степи (Колаковский, 1931 г., и др.).

Из ботанических карт общего обзорного характера к моменту организации Азербайджанского отделения Закавказского филиала АН СССР (1932 г.) имелась маленькая схематическая карта распределения растительного покрова Азербайджана, составленная Гроссгеймом и опубликованная в качестве приложения к «Краткому очерку растительного покрова Азербайджана» (Материалы по районированию Азербайджанской ССР, т. 1, вып. 2, 1926). Эта карта очень схематична и к настоящему времени сильно устарела; она представляет исторический интерес как первая обзорная карта растительности Азербайджана.

Впоследствии на основе нового материала, накопленного Институтом ботаники АН Азербайджанской ССР в результате проведенных исследований за ряд лет, была составлена более детальная карта восстановленного покрова (составители Прилипко, Гейдеман, под редакцией Гроссгейма, 1945 г.), которая в связи с обращением Ботанического института АН СССР была переработана (Прилипко), уменьшена и использована в изданной карте растительного покрова европейской части СССР.

Одновременно накапливался материал по средне- и крупномасштабному картированию растительности и кормовых угодий отдельных районов и массивов республики в связи с проведением целевых маршрутных исследований, преимущественно силами Института ботаники. Были составлены карты: растительности Апшеронского полуострова (1932 г.), растительного покрова зимних пастбищ (1938 г., 1952 г.), современного растительного покрова Нахичеванской АССР (1931—1934 гг.), растительности Кировабадского района (1932 г.), растительности части Шекинского нагорья (1936 г.), растительности Самухской долины (1949 г.), растительности Ленкоранской зоны.

За период освоения Кура-Араксинской низменности на отдельных участках проводились крупномасштабные геоботанические и почвенные съемки.

На основе собранных данных была составлена обобщенная карта растительности Азербайджана (Прилипко, 1951 г.), уменьшенная и несколько схематизированная копия с которой (1 : 1 500 000) издана Институтом географии АН Азербайджанской ССР в сб. «Советский Азербайджан» (1958 г.). Опубликована также карта лесной и кустарниковой растительности Азербайджана в масштабе 1 : 1 000 000 (1945 г.).

К 1960 г. завершена в оригинале новая наиболее детальная карта растительности Азербайджана (Прилипко), наиболее полно отражающая современную природную растительность республики, закономерности ее географического распространения и поясные явления. На основе этой карты была составлена и издана в 1965 г. карта растительности Азербайджанской ССР в м. 1 : 1 000 000.

Составлению карты предшествовала разработка классификации растительности. В 1970 г. вышел в свет пояснительный текст к изданной карте, имеющий также самостоятельное значение как очерк растительности Азербайджана на современном уровне знаний (Прилипко).

Недавно составлена в оригинале карта растительности Большого Кавказа, в пределах Азербайджана (Гаджиев, 1965 г.). Ряд мелкомасштабных ботанических карт издан в «Атласе Азербайджанской ССР» (1963 г.).

В области картирования и районирования культурной растительности и флоры сделано все еще очень мало. В 1962 г. впервые составлена в оригинале агроботаническая карта. На этой карте в пределах каждой физико-географической области республики выделены, с одной стороны, зоны (пояса) по преобладанию ведущих культурных растений, а с другой — естественные угодья, покрытые природной растительностью и используемые в той или иной степени в сельском хозяйстве (пояс субальпийских сенокосов и летних пастбищ и др.). В 1966 г. в «Ботаническом журнале» № 2 опубликована статья «Опыт составления агроботанической карты Азербайджана» (Прилипко) с приложением схематической агроботанической карты (уменьшенной). В этой статье изложены основные принципы составления агроботанической карты.

Классификация растительности

Вопросами классификации растительности Азербайджана исследователи занимались параллельно с изучением природной растительности отдельных районов республики или отдельных типов растительности по мере накопления материала по различным признакам фитоценозов.

Первоначально Гроссгеймом была разработана классификация растительности Азербайджана на основе материалов первых геоботанических

исследований пастбищ и лугов. В последующих геоботанических исследованиях, проводимых в отдельных частях и районах республики, эта классификация служила основой, но вместе с тем она уточнялась, детализировалась и совершенствовалась, особенно когда геоботаническими обследованиями охватывались малоизученные горные южные и другие горные районы с нагорно-ксерофитной, лесной, высокогорной растительностью.

Систематизация единиц растительности производилась в зависимости от практических целей. Так, проведение второй паспортизации летних и зимних пастбищ в Азербайджане (1947—1952 гг.) вызвало необходимость классификации типов кормовых угодий, схема которой была разработана при непосредственном участии Л. Г. Раменского. В 1952 г. была опубликована классификация растительности летних пастбищ и лугов Азербайджана (Исаев), построенная по принципу и с использованием классификации А. К. Магакьяна, разработанной для Армении. В последние годы вопросами классификации высокогорной растительности Большого Кавказа в пределах Азербайджана занимался Гаджиев (1962 г., 1966). Р. А. Алиевым (1954) составлена классификация фитоценозов генгизовой полупустыни и составляется классификация полынных формаций Закавказья; разработана классификация типов кормовых угодий для Кобыстана (Богданов, 1954 г.); в последние годы составлена классификационная система водноболотной растительности Азербайджана (Алиев, 1969 г.) и растительности приморской полосы (Агаджанов, Азгосуниверситет, 1965 г., 1966 г.).

Составлению новой карты растительности Азербайджана (Прилипко, 1965 г.) предшествовала разработка типологической классификации растительности, построенной в своей основе на признаках самой растительности, с использованием в некоторых случаях экологических показателей.

Районирование растительности

Геоботанические исследования, проведенные в Азербайджане, а также работы по картированию современной растительности способствовали выявлению основных закономерностей в распределении растительности и позволили подойти к разработке схем районирования растительности.

В развитие схем деления Кавказа и Закавказья в целом на флористические, ботаникогеографические и геоботанические провинции, округа и районы, предложенных авторами-предшественниками и нашими современниками (В. З. Гулисашвили, Е. М. Лавренко, А. Г. Долуханов, М. Ф. Сахокиа, И. И. Тумаджанов, Е. В. Шифферс, П. Д. Ярошенко и др.), ботаниками Азербайджана было произведено более детальное районирование территории республики — ботаникогеографическое (1942, 1947, 1950), лесорастительное (1952), собственно геоботаническое (1954, 1958, 1963). Схемы ботаникогеографического районирования Азербайджана использованы во «Флоре Азербайджана» (т. I—VIII) для указания географического распространения видов растений, а также в других изданиях Института ботаники АН Азербайджанской ССР, в частности по растительным ресурсам, в справочниках по кормовым растениям, по деревьям и кустарникам.

В соответствии с задачами специальных геоботанических исследований были составлены более дробные схемы деления территорий на геоботанические районы — для Нахичеванской АССР (1937), для Ленкоранской группы районов (1957), для высокогорий Большого Кавказа, в пределах Азербайджана (1966).

В изданной в 1963 г. в «Атласе Азербайджанской ССР» карте «геоботанического районирования» (М. 1 : 2 500 000) дана типология геоботанических районов по преобладанию в них того или иного типа растительности; однотипные по растительности районы, отражающие особенности слагаемых ими фитоландшафтов, сгруппированы вместе. Всего на карте выделяются шесть фитоландшафтов, включающих 25 геоботанических районов.

———

Из изложенного выше видно, что к настоящему времени в области геоботаники в республике имеются значительные достижения.

На территории Азербайджана выявлены типы и формации растительности, определены в основном слагающие их ассоциации и флористический состав, строение; определены для многих ассоциаций и формаций продуктивность и урожайность фитомассы, многое сделано в отношении экологии, географии и классификации фитоценозов, а также в области картографии растительности и изучения закономерностей ее формирования. Начали развиваться более детальные исследования сезонных и разногодичных флюктуаций фитоценозов, начали изучаться биоморфологические особенности и закономерности распространения жизненных форм.

Результаты геоботанических исследований в Азербайджане отражены в более чем 300 монографиях, трудах и статьях.

В процессе выполнения геоботанических исследований геоботаники Азербайджана имели постоянные научные связи с Ботаническим институтом АН СССР (Ленинград), с ботаническими институтами Грузинской ССР и Армянской ССР и заграницы, что способствовало выполнению исследований на современном уровне.

Основными задачами геоботаников СССР по-прежнему остается изучение структуры и функций фитоценозов и растительного покрова в целом как важнейшей части биогеоценозов, и геоботаники Азербайджана должны активно включиться в разрешение этих задач.

В республике с горными массивами, богатыми полезными ископаемыми, рудными и нерудными, а также с низменностями, на которых выражены различные типы засоления, очень перспективно развитие индикационной геоботаники с целью разработки теоретических и практических основ использования индикационных свойств растительности при геологических, гидрологических, и почвенных исследованиях, для определения по растительности биолого-энергетического потенциала местообитания.

Вместе с тем в области геоботаники в Азербайджане предстоит сделать еще очень многое как в направлении изучения истории и закономерностей формирования фитоценозов, их строения, динамики и биологической продуктивности, так и в направлении глубоких и детальных исследований жизни самих фитоценозов, закономерностей их видового и популяционного состава, экобиоморф, изучения взаимосвязей между растениями и средой и взаимоотношений между растениями.

В свете последних решений партии и правительства, геоботаники должны сделать многое в деле оказания помощи лесному хозяйству, в разрешении кормовой проблемы, в области сельскохозяйственного районирования, определения путей рационального использования природной растительности, в деле охраны природы и т. д. Назрела необходимость развития исследований в области культурфитоценологии (изучения агрофитоценозов), результаты которых имеют непосредственное практическое значение для сельского хозяйства.

В процессе разработки теории культурфитоценологии как основы создания искусственных посевов и посадок необходимо широкое применение комплексных исследований на стационарных и опытных участках. Стационары необходимы также для комплексного изучения продуктивности фитоценозов, динамики веществ и взаимоотношений растительности и среды.

Здесь вкратце отражены направления работ и достижения собственно геоботанических исследований в Азербайджане. Однако следует отметить, что попутно с разрешением своих задач геоботаниками многое сделано и в области флористики, особенно в части обогащения гербарных коллекций Института ботаники АН Азербайджанской ССР новыми сборами, содержащими характерные, редкие, а подчас и новые для науки виды и формы растений. Большие работы проведены геоботаниками в области ресурсоведения, по выявлению и определению запасов полезных растений.

ЛИТЕРАТУРА

Алиев Р. А. (1954). Генгизовые полупустыни Азербайджана и их кормовое значение. — Алиев Р. А., В. Д. Гаджиев, Я. М. Исаев, А. И. Маилов, Т. Д. Набили, Л. И. Прилипко. (1965). Улучшение и рациональное использование зимних и летних пастбищ Азербайджана. — Алиев Р. А., Я. М. Исаев, Л. И. Прилипко, И. С. Сафаров. (1965). Растительность Кура-Араксинской низменности. — Бейдеман И. Н., З. Г. Беспалова, А. Т. Рахманина. (1962). Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Кура-Араксинской низменности Закавказья. — Вагабов З. В. (1966). Засоленность летних пастбищ Закатальского района Азербайджана и применение гербицидов в борьбе с важнейшими сорняками. В сб.: Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. — Гаджиев В. Д. (1954). Очерк растительности Закатальского заповедника. — Гаджиев В. Д. (1963). Субальпийская луговая растительность Большого Кавказа (в пределах Азербайджана). — Гаджиев В. Д. (1966). Флора субальпийского пояса Большого Кавказа (в пределах Азербайджанской ССР). В сб.: Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. — Гаджиев Вагид. (1970). Высокогорная растительность Большого Кавказа (в пределах Азербайджана) и ее хозяйственное значение. — Гроссгейм А. А. (1929). Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ. Тр. по геобот. обслед. пастбищ Азерб. ССР, сер. А, зимние пастб., 1. — Гроссгейм А. А. (1931). Программы и методика работ на геоботанических стационарных пунктах. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа — Гроссгейм А. А., Л. И. Прилипко. (1931). Очерк растительности территории Ленкоранской лесной опытной станции (с картой). — Зангиев М. Г. (1965). Влияние лесной подстилки и травяного покрова на естественное возобновление в главнейших типах букового леса на Большом Кавказе (в пределах Азербайджанской ССР). Тр. заповедников Азербайджана, 1. — Исаев Я. М. (1957). Полынная полупустыня зимних пастбищ Азербайджана. Тр. Инст. бот. АН Азерб. ССР, XX. — Кузнецов Н. И. (1909). Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Зап. ИАН, VII, сер. по физ. мат. отд., 24, 1. — Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распределения растений. Растительность СССР, 1. — Лавренко Е. М. (1941). К вопросу типологии растительности пустынных частей СССР. Сов. бот., 3. — Лавренко Е. М. (1942). О флорогенетических элементах в центрах развития флоры Евразийской степной области. Сов. бот., 1—3. — Лавренко Е. М. (1950). Картография и районирование растительного покрова СССР. Бюлл. МОИП, нов. сер, 55, 1. — Лавренко Е. М. (1968). Об очередных задачах изучения географии растительного покрова в связи с ботанико-географическим районированием СССР. — Медведев Я. С. (1907). Об областях растительности на Кавказе. Вестн. Тифл. бот. сада, 8. — Медведев Я. С. (1919). Растительность Кавказа. Тр. Тифл. бот. сада, XVIII. — Новрузова З. А. (1965). Строение и свойства древесины главнейших лесных пород Азербайджана в связи с условиями произрастания. — Новрузова З. А. (1968). Водопроводящий комплекс древесных и кустарниковых пород в связи с экологией. — Прилипко Л. И. (1939). Растительные отношения в Нах. АССР. Тр. БИН АзФАН, VII. — Прилипко Л. И. (1945а). Естественное возобновление в лесах Талыша. — Прилипко Л. И. (1945б). Растительность Азербайджанской ССР. В сб.: Физическая география Азерб. ССР. — Прилипко Л. И. (1947). Основные черты растительности Центрального Карабаха. ИАН Азерб.ССР, 5. — Прилипко Л. И. (1948). Тугайные леса района затопления Мингечаурской ГЭС. ИАН Азерб. ССР, 7. — Прилипко Л. И. (1950). Краткий геоботанический очерк южных склонов Большого Кавказа (в пределах Азербайджана). Тр. Инст. бот. АН Азерб.ССР, XV. — Прилипко Л. И. (1952). Лесная растительность Азербайджана. Буковые леса. — Прилипко Л. И. (1954). Лесная растительность Азербайджана.—Прилипко Л. И. (1970). Растительный покров Азербайджана. — Сафаров И. С. (1958). Защитное лесоразведение. — Сафаров И. С. (1962). Важнейшие древесные третичные реликты Азербайджана. — Сосновский Д. И. (1930). Опыт классификации растительных формаций Грузии. Закавк. краеведч. сб., сер. А, Естествозн., 1. — Сосновский Д. И. (1947). Основные формы растительного покрова Кавказа и их географическое размещение. Сов. бот., XV, 6. — Сукачев В. Н. (1945). Биоценология и фитоценология. ДАН СССР, 47, 6. — Сукачев В. Н. (1947). Основы теории биогеоценологии. Юбил. сб., посв. 30 летию Великой Октябрьской социалистической революции, 2. — Сукачев В. Н. (1948—1949). Фитоценология, биогеоценология и география. Тр. 2-го геогр. съезда, I. — Сукачев В. Н. (1949). О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз. В сб.: Вопросы географии, 16. — Сукачев В. Н. и Ал. А. Федоров. (1964). Роль современной ботаники в строительстве коммунистического общества и повышения уровня сельского хозяйства и медицины в СССР и главнейшие задачи, стоящие перед ней. Бот. ж., 49. 2. — Тахтаджян А. Л. (1946). К истории развития растительности Армении. Тр. БИН АН Арм. ССР, IV. — Тихомиров Б. А. (1968). Основные направления геоботанических исследований в СССР. — Флора Азербайджана. (1950—1961). I—VIII. — Ярошенко П. Д. (1942). О сменах растительности в лесной области Закавказья. Изв. Арм. ФАН СССР, 7.

(Получено 8 XII 1971).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 59 (089)

I. Kukkonen and K. Viljamaa. Herbarium of Christian Steven. Helsinki, 1971, 109, [1] pp., 1 portr., 4 tab. (Pamphlet n° 4, issued by the Botanical Museum, University of Helsinki). (**И. Кукконен и К. Вилиама.** Гербарий Христиана Стевена. Хельсинки, 1971. Издано на ротапринте. Тираж 200 экземпляров)

S. JU. LIPSCHITZ. *I. KUKKONEN* AND *K. VILJAMAA* HERBARIUM OF CHRISTIAN STEVEN. 1971

Личный гербарий замечательного натуралиста, деятельного члена Московского общества испытателей природы, основателя и первого директора-устроителя Никитского ботанического сада в Крыму Х. Х. Стевена (1781—1863) был еще при жизни подарен его владельцем Университету в Хельсинки. Этот обширный Гербарий, насчитывающий свыше 20 000 видов растений, поступил в Хельсинки в 1860 г. и является классическим. Он особенно важен для работ советских ботаников-систематиков растений, так как включает множество оригинальных (типовых) образцов кавказских, крымских и южнорусских видов растений, установленных Х. Стевеном. Дублеты их в советских гербариях (Ленинград, Москва) представлены очень неполно. Кроме того, в Гербарий Стевена влились многочисленные сборы других ботаников, современников Стевена, с которыми ученый находился в научном общении и обмене коллекциями. Эти части коллекции Стевена также богаты типовыми образцами растений.

Свыше 100 лет отсутствовала специальная публикация, которая была бы посвящена подробной информации о составе этого Гербария. Разбираемая работа представляет первую сводку, дающую анализ Гербария Стевена. Книга включает следующие разделы: 1) введение; 2) биографические данные о Х. Стевене; 3) список опубликованных им работ (фактически представляет перепечатку с немногими дополнениями указателя, помещенного в работе о Стевене С. С. Станкова [1940 г.]); 4) свод географических названий мест, где собирались ботанические коллекции, или которые связаны с именами и публикациями коллекторов (из-за неразборчивости почерков этикеток в этом разделе имеются ошибки); 5) даты и перечень местностей, в которых коллекции собирались лично Х. Х. Стевеном; 6) список коллекторов Гербария с некоторыми сведениями о них и о происхождении обменных образцов; 7) литература.

К книге приложены хорошо исполненный портрет Х. Х. Стевена и фотографии некоторых рукописей его (воспроизведены отдельные страницы манускрипта «Каталог Гербария» и образцы гербарных этикеток Стевена). Из этого краткого перечня содержания книги видно, что авторами проделана большая и важная работа по систематизации и расшифровке ботанических ценностей, хранящихся в Гербарии Стевена, ранее остававшихся неизвестными. Эти сведения после опубликования рецензируемого труда стали доступны всем систематикам растений и несомненно будут широко использованы.

Вместе с тем незнакомство авторов с рядом важных справочных работ, выпущенных на русском языке, вызвало пробелы и неточности в главнейшем разделе рецензируемой сводки — «Списке коллекторов Гербария», который занимает свыше 80 страниц книги. Так остались игнорированными авторами книги многие справочники, содержащие биографические сведения и другие подробности, относящиеся к ботаникам и коллекторам растений, которые упомянуты в «Списке» последних разбираемой книги о Гербарии Стевена. Не перечисляя всех справочников, откуда авторы могли почерпнуть необходимые им сведения, нельзя не указать на следующие: Зеленецкий Н. М. «Материалы для флоры Крыма» (1906); Бородин И. П. «Коллекторы и коллекции по флоре Сибири» (1908); Липский В. И. «Гербарий С.-Петербургского ботанического сада (1823—1908)» (1908); Литвинов Д. И. «Библио-

графия флоры Сибири» (1909); Л и п с к и й В. И. «Биографии и литературная деятельность ботаников и лиц, соприкасавшихся с Петербургским ботаническим садом» (1914); Л и п ш и ц С. Ю. «Русские ботаники (Ботаники России—СССР), Биографо-библиографический словарь», т. 1—4 (1947—1952).

Не претендуя охватить все неточности и пропуски разбираемого труда, для примера отметим лишь некоторые (при фамилиях ботаников и коллекторов растений в скобках приведена страница, на которой это лицо упомянуто в книге о Гербарии Стевена).

A n d r z e i o w s k y A. L. (стр. 25) — никогда не был профессором Виленского университета. — B e s s e r W. (29) — основной гербарий его приобретен Киевским университетом (ныне в Институте ботаники Академии наук УССР). — B l u m (30) — его звали Федор Кондратьевич, врач и коллектор растений в Астрахани, не имел ничего общего с автором «Флоры Явы» B l u m e. — B o n g a r d H. G. (31) состоял профессором Петербургского университета и членом Петербургской Академии наук. — C l a u s K. (37) — химик и ботаник, состоял профессором химии Казанского университета. — C o m p e r e (38) ум. ок. 1846 г., см. статью Е. В. Вульфа «Компер — первый ботаник-любитель в Крыму» (Архив истории науки и техники, т. 3, 1934); замечу попутно, что долина Ласпи находится в Крыму (у авторов это поставлено под знаком вопроса). — E s c h s c h o l t z J. F. G. (44) по основной специальности был зоологом; то же E v e r s m a n n E. F. (44). — F i s c h e r v o n W a l d h e i m Alexander A. (45) — здесь спутаны отец Александр Григорьевич (1803—1884) и сын Александр Александрович (1839—1920). — G e b l e r F. A. (47) — по научной специальности был энтомологом и гляциологом. — G e r m a n n G. A. (48) — даты жизни 1773—1809. — G o l d b a c h K. L. (49) — необходимые источники приведены у Липшица (Словарь, т. 2, стр. 316—317). — G r a f f W. E. (50) — даты жизни: 1819—1867, лесовод, основной гербарий его хранился в Лесном институте в Петербурге. — H a n s e n (51) — астроном и физик, коллектор растений, норвежский профессор, а не русский ботаник. — H a r t w i s s N. (52) — год рождения 1792 (по другим данным 1794); небольшой гербарий его из Крыма хранится в Ботаническом институте Академии наук СССР. — H a u p t (52) — по специальности ветеринарный врач, в России его звали Василий Васильевич. — H e l m F. G. (53) — уральский аптекарь, умер в первой половине XIX века. — H e n n i n g J. (54) — даты жизни: 1758—1831, по специальности врач. — I l j i n (58) — его звали Устин (Иустин) Григорьевич, врач, умер в 60-х годах XIX в.; обширный гербарий Ильина хранится в Московском университете. О нем имеется специальная статья С. Ю. Липшица «Забытый любитель-натуралист лекарь И. Г. Ильин» (Землеведение, т. 39, в. 4—5, 1937, стр. 468—472). — K i r i l o v J. P. (62) — здесь спутаны 2 лица, носившие эту фамилию: 1) Иван Петрович (1821—1842), спутник Г. С. Карелина и 2) Порфирий Евдокимович (1801 — ок. 1864), врач, коллектор растений в Китае. — M a r s c h a l l v o n B i e b e r s t e i n F. A. (70); авторам осталась неизвестной важная публикация Е. В. Вульфа: «Материалы для биографии Хр. Стевена. 1. Письма Х. Стевена к Маршалю Биберштейну, 1800—1826 гг.» (Вестн. русск. флоры т. 3, в. 1, 1917, стр. 55—77); к этой работе приложен редкий портрет Стевена, сделанный в Париже (ныне оригинал этой литографии хранится в коллекции С. Липшица). — M u s s i n - P u s h k i n A. (73) — год рождения его — 1760, он был преимущественно химиком. — P a r r o t F. (77) — даты его жизни: 1767—1852, по специальности был физиком. — R a d d e G. J. (82) — даты его жизни: 1831—1903, основатель и директор Кавказского музея в Тифлисе; гербарий из Сибири хранится в Ленинграде. — R e d o w s k y J. (а не D.) (82) — даты жизни: 1774—1807, ср. Бородин «Коллекторы и коллекции по флоре Сибири», стр. 101 и Литвинов «Библиография флоры Сибири», указатель. — R i e d e r J. G. садовод и ботаник, усиленно коллектировал на Камчатке в 1828—1836 гг. — T a u s c h e r A. M. (96) — работал в Ботаническом саду графа А. К. Разумовского в Горенках; по специальности был энтомологом. — T s c h e r n i a e f f B. M. — даты жизни: 1793—1871, был профессором ботаники Харьковского университета, в котором хранился его гербарий. — T u r c z a n i n o w N. (100) — путаница в имени; гербарий Турчанинова ныне хранится в Институте ботаники Академии наук УССР (Киев). — V l a s s o f f (Wlassow) (101) — его звали Осип Федорович; ботанические сборы Власова хранятся в Ленинграде и в Московском университете.

Перечень этот при желании можно было бы значительно увеличить. Но даже при наличии имеющихся пропусков и ошибок работа о Гербарии Х. Стевена представляет ценный путеводитель по этой ботанической коллекции и нужно благодарить авторов за их нелегкий и полезный труд.

С. Ю. Липшиц.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 V 1972).

УДК 019.941 : 581.524.44 (47)

Фитоценотические исследования в Белоруссии

Изд. «Наука и техника», Минск, 1971 : 1—199. Ц. 1 р. 10 к.

F. M. KHANOV. RECENSION. PHYTOCOENOTIC STUDIES IN BELORUSSIA. 1971

Вышедший сборник продолжает серию регулярно издаваемых трудов сотрудников Института экспериментальной ботаники АН Белорусской ССР. В него включено 14 статей. Название сборника не вполне соответствует его содержанию, и чисто геоботаническими являются только статьи В. И. Парфенова, Г. А. Ким «Травянистая растительность поймы р. Лани и ее возможное изменение под влиянием осушения»; И. Д. Юркевича, А. А. Гозина «Луга в междуречье Сожа и Днепра»; Е. А. Кругановой, Н. А. Буртыс, Н. И. Петручук «Пойменные луга среднего течения р. Припяти (Багримовичский участок)»; Л. П. Смоляк, Н. В. Елиашевича «Влияние водного режима на состав и продуктивность заболоченных лугов»; В. С. Гельтмана «Категории ассоциаций типа леса».

К этим публикациям, посвященным различным аспектам анализа естественной растительности, примыкают статьи: И. А. Каурова «Взаимоотношения пелюшки и овса при их совместном произрастании» и С. Ф. Забелендика «Особенности роста и формирования корневых систем гречихи и желтого кормового люпина в чистых и смешанных посевах», отражающие фитоценотическое направление работ института.

Остальные статьи, а именно: Н. В. Козловской «Количественная характеристика флоры Белоруссии»; Н. Д. Нестерович, А. А. Новиковой «Динамика роста и развития генеративных почек некоторых древесных растений в зависимости от влажности почвы»; И. Д. Юркевича, П. Я. Петровского, Н. Ф. Ловчего, Е. Г. Емельяновой «Сезонное развитие сосны обыкновенной на территории БССР», В. А. Смирновой «Характер роста дуба черешчатого различного географического происхождения в условиях БССР»; Б. И. Якушева, О. О. Ермаковой «Скорость роста корней у сосны обыкновенной в горизонтальном и вертикальном направлениях»; Б. С. Мартинович «Особенности фотосинтеза ели и осины в чистых и смешанных насаждениях»; Т. А. Щербаковой, Л. А. Володиной, С. Н. Бородько, Н. А. Шимко, Т. П. Соловьевой «Влияние осушения и начального освоения на ферментативную активность торфяно-болотной почвы низинного осокового болота (Ганцевичский район Брестской области)» по своей тематике не являются геоботаническими и потому, поставив задачей рассмотрение фитоценологических исследований белорусских коллег, мы не будем их комментировать.

Статья В. И. Парфенова и Г. А. Ким посвящена возможностям использования естественных экологических рядов, наблюдаемых при убывании увлажнения, для прогнозирования возможных изменений растительности в связи с осушением долины русла Лани. Авторам удалось вскрыть общую схему экологических изменений растительности по градиенту увлажнения. Желание отразить экологию сообществ подтолкнуло авторов на некоторое отступление от традиционной для белорусских геоботаников доминатной системы выделения ассоциаций, и они впервые ввели в номенклатуру верные условиям среды виды-детерминанты, что, конечно, нельзя не приветствовать. Однако пока попытка улучшить классификацию может быть оценена как самая робкая: следующая единица иерархии — формация — своим содержанием не экологична, что уже не раз обсуждалось в литературе и не нуждается в доказательствах. Наконец, вызывает удивление малое количество описаний. На стр. 4 мы читаем: «Нами было заложено 11 поперечных профилей и описано 37 луговых фитоценозов, которые отнесены к 33 ассоциациям, 20 формациям и 3 классам формаций (по классификации А. П. Шенникова)». Понятно, что ни о каком выявлении признаков ассоциации на столь малом числе описаний не может быть и речи. Это пока фотографии отдельных состояний ассоциаций.

Не вполне ясны и причины, побудившие авторов переименовывать классы формаций А. П. Шенникова «болотистые» и «торфянистые» луга в классы формаций «проточно-сильноувлажненных» и «застойно-сильноувлажненных» лугов. Если при этом изменено содержание единиц, то это нужно оговорить, если же названия Шенникова просто не понравились авторам, то вряд ли этого достаточно для того, чтобы вводить новые термины и в без того загроможденную синонимами геоботанику.

Статьи И. Д. Юркевича, А. А. Гозина и Е. А. Кругановой, Н. А. Буртыс, Н. И. Петручук продолжают традиционное направление изучения лугов Белоруссии, которое было рассмотрено в свое время Б. М. Миркиным (1965, 1970). Отметим лишь, что и в новом сборнике авторы не приводят никаких характеристик ассоциаций в виде таблиц, не указывают числа описаний, положенных в основу выделения единицы, и тем самым игнорируют возможный эффект разногодичной изменчивости. Следование за доминантами ведет авторов к названиям ассоциаций, которые все более и более удлиняются. Так, на стр. 54 приведена ассоциация с шестью видами в ее названии, да еще аморфной группой лугово-степного разнотравья: «Nardus stricta+ +Anthoxanthum odoratum+Briza media+Carex panicea+C. pallescens—Trifolium montanum — Herbae prato-stepposae,

Л. П. Смоляк и Н. В. Елиашевич рассматривают гидрологические характеристики почв различных монодоминантных формаций, среди которых наряду с более или менее стенотопными и устойчивыми формациями фигурируют такие, как «ползучелютичная». Выделение формации по эксплерентному виду, дающему вспышки обилия в отдельные годы в результате вымокания, — ошибка, от которой геоботаников предо-

стерегал Т. А. Работнов, (1962). В целом интересные наблюдения авторов выиграли бы, если бы имели более точную экологическую направленность (удачно выделенную ассоциацию или еще лучше оценку по шкалам Л. Г. Раменского) и были статистически оценены. Существуют весьма удобные для геоботаников методы обобщенной характеристики параметров водного режима почвы (Миркин и Попова, 1969).

Работа В. С. Гельтмана является наиболее интересной с точки зрения теории геоботаники. Автор квалифицированно рассмотрел соотношение понятий «тип леса» и «лесная ассоциация» и сделал справедливый вывод, что это не синонимы. Однако, соглашаясь с различием эдафических, радиационных и прочих вариантов типа леса, лучше все же трактовать их как варианты ассоциации. При более крупных ассоциациях тип леса будет с ними иногда совпадать, но это не будет значить, что они синонимы, так как тип леса — категория лесоводственная, призванная отразить дифференцированный подход к лесу практиков. В ряде случаев экологические единицы будут для лесоводов излишне дробными.

Агроценологические статьи сборника представляют несомненный интерес, так как в отходе от применения чистых посевов и усложнения структуры агрофитоценозов заключаются большие возможности для повышения уровня их саморегуляции и предохранения пашни от вторжения сорняков.

В связи с вопросами, затронутыми в данной рецензии, обратим внимание на два события, призванные сыграть важную роль в развитии отечественной геоботаники. В Ленинграде в 1971 г. состоялась Всесоюзная конференция по классификации растительности. В Резолюции, принятой по работе конференции, зафиксировано требование минимум десяти описаний на каждую ассоциацию, подчеркнута необходимость доминантно-детерминантной трактовки этой категории и необходимость приближения выборок описаний к репрезентативным; в резолюции подчеркнута также обязательность приведения в статьях сводных списков или синтетических таблиц описаний (практика выработала, кстати, весьма лаконичные формы, см. Муст, 1971; Кашапов и др., 1971). В «Резолюции» была подчеркнута и неуместность категории формации в системе иерархии луговых сообществ.

Почти одновременно с работами ленинградской конференции были переизданы труды Л. Г. Раменского (1971), который был ярым противником бидоминантных ассоциаций, считал их выделение «формализмом», «праздным занятием», а результаты классификации такого рода — искусственной схемой. Нам представляется, что обе эти публикации указывают пути, следуя которым и сами авторы сборника смогут преодолеть противоречие между размахом и целенаправленностью их работ, с одной стороны, и спорностью тех принципов сбора, обработки и классификации получаемых результатов, которые ими избраны.

ЛИТЕРАТУРА

Кашапов Р. Ш., С. В. Максимович, Б. М. Миркин, В. С. Мухаметшина, Х. Тулгаан. (1971). Растительность поймы среднего течения р. Керулен (МНР). Бот. ж., 56, 12. — Миркин Б. М. Геоботаническое изучение лугов (рец.). Бот. ж., 50, 1. — Миркин Б. М. (1970). О новых работах Белорусских геоботаников-поймоведов (рец.). Бот. ж., 55, 8. — Миркин Б. М., Т. В. Попова. (1969). Выборочно-статистический метод анализа водного режима почв. Почвоведение, 9. — Муст Н. М. (1971). К характеристике гигрофильных ассоциаций пойм рек Дёмы и Уфы. Уч. зап. Башк. гос. унив., 52, 8. — Работнов Т. А. (1962). Изменчивость луговых ценозов и ее значение для практики геоботанических исследований. В сб.: Геоботаническое изучение лугов. — Раменский Л. Г. (1971). Избранные работы. (Проблемы и методы изучения растительного покрова). — Резолюция 3-го Всесоюзного совещания по классификации растительности.

Ф. М. Ханов.

Башкирский государственный университет, г. Уфа.

(Получено 10 I 1972).

ИЗВЕЩЕНИЕ

Всесоюзное ботаническое общество сообщает, что в октябре—ноябре 1973 г. в Ленинграде состоится Первое совещание по проблеме патологичесих новообразований у растений. На Совещании намечено рассмотреть основные аспекты проблемы патологических новообразований и их возбудителей у растений. 1) вопросы развития и строения, обмена веществ и физиологии патологических новообразований (опухолей, уродств, галлов, капов и т. д.) различного происхождения; 2) вопросы взаимоотношения возбудителей патологических новообразований (вирусов, микоплазм, грибов и беспозвоночных) с их растениями-хозяевами; 3) значение патологичеких новообразований и их возбудителей в народном хозяйстве.

Заявки на доклад следует направлять в организационный комитет по адресу: 197022, Ленинград, ул. проф. Попова 2, Всесоюзное ботаническое общество.

УКАЗАТЕЛЬ ТОМА 57 (1972 г.)

Оригинальные статьи

Методика ботанических исследований

Новые таксоны

Сообщения

Обзорные статьи

Критика и библиография

История науки

Потери науки

Юбилеи и даты

Наука за рубежом

Vol. LVII **№ 12**

December, 1972

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Адрес Редакции Ботанического журнала:
199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1

Зав. Редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. А. Мошкина* и *Ф. Я. Петрова*

Сдано в набор 13/IX 1972 г. Подписано к печати 1/XII 1972 г. Формат бумаги $70 \times 108^{1}/_{16}$. Печ. л. 9+1вкл. ($^{3}/_{8}$ печ. л.) = 13.13 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.97. Тип. зак. 1361. М-10496. Тираж. 2520.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ